COLUMBIA LIBRARIES OFFSITE
HEALTH SCIENCES STANDARD
HX64102602
QP321 .R72 1899 Allgemeine Physiolog
RECAP

COLUMBIA UNIVERSITY
DEPARTMENT OF PHYSIOLOGY
THE JOHN G. CURTIS LIBRARY

INTERNATIONALE
WISSENSCHAFTLICHE BIBLIOTHEK.

XXVII. BAND.

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Columbia University Libraries

http://www.archive.org/details/allgemeinephysio00rose

ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE

DER

MUSKELN UND NERVEN.

VON

DR. I. ROSENTHAL,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZU ERLANGEN.

ZWEITE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 94 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG:
F. A. BROCKHAUS.

1899.

QP321
R72
1899

Das Recht der Uebersetzung ist vorbehalten.

SEINEM LIEBEN BRUDER

SANITÄTSRATH DR. L. ROSENTHAL

ZUGEEIGNET

VOM VERFASSER.

VORWORT.

Die vorliegende neue Bearbeitung der „Allgemeinen Physiologie der Muskeln und Nerven" ist von mir auf das sorgfältigste durchgesehen, entsprechend dem jetzigen Standpunkt der Wissenschaft ergänzt und, wo es erforderlich schien, abgeändert worden.

In dem seit der ersten Auflage verflossenen Zeitraum haben zahlreiche Forscher eine reiche Fülle von Untersuchungen veröffentlicht, durch welche unsere Kenntniss dieses Zweiges der Physiologie wesentlich vertieft und erweitert worden ist. Trotzdem sind die eigentlichen Grundlagen auch heute noch im wesentlichen dieselben, wie sie um die Mitte unsers Jahrhunderts von Ed. Weber, Helmholtz und Du Bois-Reymond geschaffen worden sind. Ich konnte deshalb die Eintheilung des Stoffes unverändert lassen; dagegen wurden einzelne Abschnitte ganz umgearbeitet, an andern Stellen Mängel verbessert, Lücken ausgefüllt und die Ergebnisse der neuen Forschungen eingefügt. Durch Streichung und passende Kürzung sowie durch geringe Aenderungen im Druck konnten die neuen Zusätze Aufnahme finden, ohne den Umfang wesentlich zu vermehren.

Entsprechend der Aufgabe des Buches, welches bestimmt ist, den angehenden Fachmann in diesen

schwierigen Abschnitt der Physiologie einzuführen, aber zugleich allen denjenigen zu dienen, welche als Vertreter anderer Wissensgebiete sich über den Gegenstand wegen seines allgemeinen Interesses belehren wollen, habe ich mich bemüht, die Darstellung, unter vollständiger Wahrung eines streng wissenschaftlichen Standpunkts, so zu gestalten, dass sie auch ohne Vorkenntnisse verständlich sei. Im letzten Kapitel, welches von den nervösen Centralorganen handelt, habe ich mir die Aufgabe gestellt, von den Leistungen dieser Organe eine allgemeine Vorstellung zu geben, ohne auf Einzelheiten einzugehen, die in das Gebiet der speciellen Physiologie des Nervensystems gehören.

Diesem Charakter des Buches entsprechend habe ich auch alle gelehrten Nachweise, Citate u. dergl. unterlassen und habe nur spärlich die Namen von Forschern genannt, denen die einzelnen Thatsachen zu verdanken sind. Es kam mir vor allen Dingen darauf an, möglichst klar dasjenige zu geben, was allgemein als wahr anerkannt ist. Wo dies nicht anging, sollte der Leser nicht darüber im Unklaren bleiben, dass ich ihm Hypothesen vortrage. Diese sind bei der Darstellung nicht zu entbehren, wenn man mehr geben will als eine Aufzählung unzusammenhängender Einzelheiten. Wohl aber ist es Pflicht des Autors, sie von dem thatsächlich Feststehenden so scharf zu trennen, dass Misverständnisse über die Natur des Vorgetragenen ausgeschlossen sind.

Erlangen, im December 1898.

I. R.

INHALT.

Seite

Vorwort VII

ERSTES KAPITEL.

1. Einleitung: Bewegung und Empfindung charakteristisch für das Thier; 2. Bewegung bei Pflanzen; 3. Molekularbewegung; 4. Einfachheit der niedersten Organismen; 5. Protoplasmabewegung und amöboide Bewegung; 6. Elementarorganismen und allmähliche Differenzirung der Gewebe; 7. Flimmerbewegung 1

ZWEITES KAPITEL.

1. Muskeln, ihre Form und Zusammensetzung; 2. Verbindung mit Knochen; 3. Knochen und Gelenke; 4. Feinerer Bau der quergestreiften Muskelfasern; 5. Elasticitätsgesetz; 6. Elasticität der Muskeln 13

DRITTES KAPITEL.

1. Reizbarkeit der Muskeln; 2. Zuckung und Tetanus; 3. Hubhöhe und Arbeitsleistung; 4. Innere Arbeit beim Tetanus; 5. Wärmebildung und Muskelton; 6. Formveränderung bei der Zusammenziehung 28

VIERTES KAPITEL.

1. Elasticitätsänderung bei der Zusammenziehung; 2. Zeitlicher Verlauf der Zuckung, Myographion; 3. Elektrische Zeitbestimmung; 4. Anwendung derselben auf die Mus-

Seite
kelzuckung: 5. Belastung und Ueberlastung — Muskelkraft: 6. Bestimmung der Muskelkraft beim Menschen: 7. Isotonische und isometrische Zuckung: 8. Abnahme der Energie während der Verkürzung 46

FÜNFTES KAPITEL.

1. Chemische Vorgänge im Muskel: 2. Wärmebildung bei der Zusammenziehung: 3. Ermüdung und Erholung: 4. Quelle der Muskelkraft: 5. Absterben des Muskels: 6. Todtenstarre 71

SECHSTES KAPITEL.

1. Formen der Muskeln: 2. Verbindung mit den Knochen: 3. Elastische Spannung: 4. Glatte Muskelfasern: 5. Peristaltische Bewegung: 6. Willkürliche und unwillkürliche Bewegung 89

SIEBENTES KAPITEL.

1. Nervenfasern und Nervenzellen: 2. Reizbarkeit der Nervenfasern: 3. Leitung der Erregung: 4. Isolirte Leitung: 5. Erregbarkeit: 6. Curve der Erregbarkeit: 7. Ermüdung und Erholung, Absterben 100
. . .

ACHTES KAPITEL.

1. Elektrotonus: 2. Modificationen der Erregbarkeit: 3. Gesetz der Zuckungen: 4. Zusammenhang zwischen Elektrotonus und Erregung: 5. Leitung der Erregung im Elektrotonus: 6. Erklärung des Zuckungsgesetzes: 7. Allgemeines Gesetz der Nervenerregung 118

NEUNTES KAPITEL.

1. Elektrische Erscheinungen: 2. Elektrische Fische: 3. Elektrische Organe: 4. Multiplicator und Tangentenbussole: 5. Stromprüfender Schenkel: 6. Elektrometer: 7. Schwierigkeit der Untersuchung: 8. Gleichartige Ableitungsgefässe: 9. Ableitungsröhren 145

ZEHNTES KAPITEL.

1. Elektromotorische Kraft: 2. Elektrisches Gefälle: 3. Untersuchung der Spannungen bei Stromvertheilung: 4. Ableiten-

Seite

der Bogen; 5. Strömungscurven und Spannungscurven; 6. Messung der Spannungsdifferenzen mittels des Elektrometers; 7. Mittels des Multiplicators; 8. Runder Compensator 165

ELFTES KAPITEL.

1. Das regelmässige Muskelprisma; 2. Ströme und Spannungen am Muskelprisma; 3. Muskelrhombus; 4. Unregelmässige Muskelrhomben; 5. Strom des Gastrocnemius 184

ZWÖLFTES KAPITEL.

1. Negative Schwankung des Muskelstromes; 2. Secundäre Zuckung und secundärer Tetanus; 3. Untersuchung der Schwankung bei Einzelzuckungen; 4. Das Rheotom; 5. Die Drüsen und ihre Ströme; 6. Bedeutung der elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln 196

DREIZEHNTES KAPITEL.

1. Der Nervenstrom; 2. Negative Schwankung des Nervenstromes; 3. Doppelsinnige Leitung im Nerven; 4. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung; 5. Elektrotonus; 6. Elektrisches Gewebe der Zitterfische 215

VIERZEHNTES KAPITEL.

1. Zusammenfassung der Thatsachen; 2. Grundsätze für die Erklärung derselben; 3. Vergleich des Muskelprismas mit einem Magneten; 4. Erklärung der Spannungen am Muskelprisma und Muskelrhombus nach der Molekularhypothese; 5. Die Alterationshypothese; 6. Die Erscheinungen am Nerven; 7. Erklärung der negativen Schwankung und des Elektrotonus; 8. Anwendung auf die elektrischen Organe und Drüsen; 9. Schlussbetrachtung 223

FUNFZEHNTES KAPITEL.

1. Zusammenhang von Nerv und Muskel; 2. Isolirte Erregung einzelner Muskelfasern; 3. Entladungshypothese; 4. Princip der Auslösung; 5. Irritabilität der Muskelsubstanz; 6. Curare; 7. Chemische Reize; 8. Theorie der Nerventhätigkeit 243

Seite

SECHZEHNTES KAPITEL.

1. Verschiedene Arten von Nerven; 2. Centralnervensystem; 3. Nervenzellen; 4. Eigenschaften der Nervenzellen; 5. Willkürliche und automatische Bewegung; 6. Reflexbewegung und Mitempfindung; 7. Empfindung und Bewusstsein; 8. Hemmung; 9. Specifische Energien der Nervenzellen; 10. Schluss 258

Anmerkungen und Zusätze 291
1. Graphische Darstellung. Begriff der mathematischen Function 291
2. Richtung der Muskelfasern, Hubhöhe und Arbeitsleistung 295
3. Curve der Erregbarkeit. Widerstand der Leitung 296
4. Einfluss der Länge der erregten Nervenstrecke . . 298
5. Unterschied der Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströme. Helmholtz'sche Einrichtung . 299
6. Wirkung kurzdauernder Ströme 302
7. Quere Durchströmung. Unipolare Reizung . . . 304
8. Doppelsinnige Leitung. Degeneration, Regeneration und Verheilung durchschnittener Nerven . . 305
9. Negative Schwankung und Erregung 306
10. Elektrotonus. Secundäre Zuckung vom Nerven aus. Paradoxe Zuckung 307
11. Parelektronomie 309
12. Leitungsbahnen im Centralnervensystem 312

Register 317

Verzeichniss der Abbildungen.

		Seite
Fig. 1.	Amoeben	7
» 2.	Weisse Blutkörperchen vom Meerschweinchen	8
» 3*a*	Wimperzellen unten spitz zulaufend und mit andern Zellen auf der Grundmembran aufsitzend	11
» 3*b*	Eine einzelne Wimperzelle, stärker vergrössert, von etwas abweichender Gestalt	11
» 4.	Vorticelle	12
» 5.	Der *M. gastrocnemius*, von hinten gesehen	14
» 6.	Knochen des Arms	15
» 7.	Zwei quergestreifte Muskelfasern	17
» 8.	Stück einer gefärbten Muskelfaser bei starker Vergrösserung	19
» 9.	Apparat von Du Bois-Reymond zur Untersuchung der elastischen Dehnung der Muskeln	24
» 10.	Einfaches Myographion	25
» 11.	Schematische Darstellung des Apparats von Magnus Blix	27
» 12.	Muskeltelegraph von E. Du Bois-Reymond	29
» 13.	Inductionsrollen	31
» 14.	Blitzrad	33
» 15.	Wagner'scher Hammer	34
» 16.	Schlitteninductorium von Du Bois-Reymond	35
» 17.	Vorreiberschlüssel von Du Bois-Reymond	36
» 18.	Hubhöhe bei verschiedenen Belastungen	38
» 19.	Arbeitssammler von A. Fick	40
» 20.	Elasticitätsänderung bei der Zusammenziehung	47
» 21.	Myographion von Helmholtz	51
» 22.	Zuckungscurve eines Muskels	54
» 23.	Messung kleiner Winkeldrehungen mit Spiegel und Fernrohr	56
» 24.	Apparat zur Zeitmessung bei der Muskelzusammenziehung	58
» 25.	Ende des Hebels des zeitmessenden Apparats mit dem Quecksilbernäpfchen	59
» 26.	Anordnung des Versuchs zur elektrischen Zeitmessung	61
» 27.	Schematische Darstellung der Vorderarmbeuger	65
» 28.	Dynamometer	66
» 29.	Spannungsmesssr von A. Fick	68
» 30.	Glatte Muskelfasern	95
» 31.	Nervenfasern	101
» 32.	Federmyographion von Du Bois-Reymond	106

Seite

Fig. 33. Fortpflanzung der Erregung im Nerven . . . 109
» 34. Elektrotonus 120
» 35. Elektrotonus bei verschiedenen Stromstärken . 122
» 36. Rheochord 126
» 37. Elektrotonus 133
» 38. Magnetnadelreihe als Schema der Nerventheilchen 139
» 39. Rheochord 141
» 40. Elektrisches Element 150
» 41. Multiplicator 151
» 42. Spiegelbussole 153
» 43. Goldblattelektroskop 156
» 44 *a* u. *b* Quadrant-Elektrometer 157
» 45. Capillar-Elektrometer 158
» 46. Gleichartige Ableitungsgefässe von Du Bois-Reymond 163
» 47. Ableitungsröhren von Du Bois-Reymond . . . 164
» 48. Stromverzweigung in unregelmässigen Leitern . 167
» 49. Elektrisches Gefälle 169
» 50. Gefälle in verschiedenen Drähten 171
» 51. Strombahnen in einem Leiter 172
» 52. Strömungscurven und Spannungscurven . . . 175
» 53. Messung von Spannungsdifferenzen durch Compensation 180
» 54. Runder Compensator von Du Bois-Reymond . . 182
» 55. Schema einer elektrischen Maassbestimmung mit dem runden Compensator 183
» 56. Regelmässiges Muskelprisma 185
» 57. Ströme des Muskelprismas 187
» 58. Spannungen am Längsschnitt und am Querschnitt des regelmässigen Muskelprismas 189
» 59. Spannungen an einem regelmässigen Muskelrhombus 190
» 60. Ströme am regelmässigen Muskelrhombus . . 192
» 61. Ströme des Gastroknemius 195
» 62. Muskelstrom bei der Zusammenziehung . . . 197
» 63. Ablenkung der Magnetnadel durch den Willen 199
» 64 u. 65. Secundäre Zuckung 201
» 66. Stromabnahme beim Tetanus 203
» 67. Reizung eines langfaserigen Muskels an seinem einen Ende bei Ableitung zweier symmetrischer Punkte des Längsschnitts 204
» 68. Stromschwankungen an zwei Punkten eines langfaserigen Muskels 205
» 69. Differentialrheotom 207

		Seite
Fig. 70.	Beobachtung der Stromschwankungen eines langfaserigen Muskels mittels des Rheotoms . .	208
» 71.	Spannungen am Nerven	216
» 72.	Spannungsänderungen im Elektrotonus . . .	221
» 73.	Theorie des Magnetismus	227
» 74.	Schematische Darstellung eines Stücks Muskelfaser	228
» 75.	Schema der elektrischen Wirkungen eines Aggregats von Myomeren	229
» 76.	Schema des schrägen Querschnitts	230
» 77.	Blatt der *Dionaea muscipola*.	241
» 78.	Nervenendigung in den Muskeln eines Meerschweinchens	244
» 79.	Plattenförmige Nervenendigung an einer Muskelfaser	245
» 80.	Geweihförmige Nervenendigungen an Muskelfasern	245
» 81.	Nervenzellen mit nervösen Fortsätzen	262
» 82.	Nervenzelle aus dem Centralnervensystem . .	263
» 83.	Periphere Nervenzelle mit Hülle	264
» 84.	Nervenzelle vom vordern Horn der grauen Substanz aus dem Rückenmark eines Kalbes . .	266
» 85.	Graphische Darstellung der Muskeldehnung . .	293
» 86.	Darstellung positiver und negativer Grössen . .	294
» 87.	Wirkung schräger Muskelfasern	295
» 88.	Zeitlicher Verlauf der Inductionsströme . . .	300
» 89.	Helmholtz'sche Einrichtung am Schlitteninductorium	301
» 90.	*A*, *B*, *C*. Secundäre Zuckung vom Nerven aus	308
» 91.	Der Hüftnerv mit dem Wadenmuskel des Frosches	309
» 92.	Magnetische Induction	310
» 93.	Magnetische Induction	310
» 94.	Schema der Leitungsbahnen im Centralnervensystem	314

Berichtigung.

Seite 28 in der Ueberschrift des dritten Kapitels steht zweimal 6.

ERSTES KAPITEL.

1. Einleitung: Bewegung und Empfindung charakteristisch für das Thier; 2. Bewegung bei Pflanzen; 3. Molekularbewegung; 4. Einfachheit der niedersten Organismen; 5. Protoplasmabewegung und amöboide Bewegung; 6. Elementarorganismen und allmähliche Differenzirung der Gewebe; 7. Flimmerbewegung.

1. Dem Forscher, welcher sich die Erkenntniss der Lebenserscheinungen als Gegenstand seiner Studien gewählt hat, tritt wol keine anziehendere, aber auch keine schwierigere Aufgabe entgegen als die Erforschung der Bewegung und Empfindung. Durch sie vorzugsweise unterscheiden sich lebende Wesen von unbelebten. Zwar beobachten wir auch an todten Wesen Bewegung, ja alle Naturerscheinungen beruhen nach der heutigen Vorstellung auf Bewegungen, sei es ganzer Massen, sei es der kleinsten Theilchen einer Masse, oder des sogenannten Aethers. Aber die Bewegungen der Thiere sind doch von anderer Art. Das Zucken eines Polypen infolge einer Berührung, die willkürliche Bewegung unserer Glieder treten unter ganz andern Umständen auf wie das Fallen eines Steins oder die Anziehung und Abstossung zwischen magnetischen oder elektrischen Massen. Und vollends die Empfindungen, von welchen wir an uns selbst durch das Bewusstsein Kenntniss erhalten, von deren Dasein bei andern Menschen wir aus ihren Mittheilungen etwas erfahren oder auf welche wir bei Menschen und

Thieren aus ihrem Gebaren schliessen, scheinen gar keine Analogie in der unbelebten Natur zu haben. Ob sie auch den Pflanzen zukommen, muss mindestens als zweifelhaft bezeichnet werden. Nur so viel steht fest, dass diejenigen Organe, welche bei den Thieren die Bewegung und Empfindung vermitteln, die Muskeln und Nerven, bei Pflanzen nicht nachgewiesen sind. Was von diesen Organen und ihren Eigenschaften durch die physiologische Untersuchung ermittelt worden ist, soll Gegenstand der folgenden Auseinandersetzungen sein.

2. Zwei Eigenschaften sind es besonders, welche bei Untersuchung lebender Materie am meisten auffallen, die wir als Grundeigenschaften derselben bezeichnen können: Contractilität und Reizbarkeit. In den Muskeln und Nerven, von denen dieses Buch handelt, sind diese Eigenschaften bis zum höchsten Grade entwickelt; in geringerm Grade aber kommen sie aller lebenden Materie zu. Es wird daher zum bessern Verständniss derjenigen Erscheinungen, welche durch die Muskeln und Nerven bei Thieren hervorgerufen werden, nützlich sein, vorher einen kurzen Blick auf die andern Erscheinungen der Contractilität und Reizbarkeit zu werfen, um das allen Gemeinsame sowol wie auch die Unterschiede kennen zu lernen, welche zwischen diesen und dem eigentlichen Gegenstand unserer Untersuchung bestehen.

Sehr auffallende Bewegungen infolge von äussern Einwirkungen (Reizen) beobachtet man bei manchen Pflanzen aus der Familie der Mimosaceen, z. B. der Sinnpflanze *(Mimosa pudica)* sowie bei der später noch näher zu besprechenden Venusfliegenfalle *(Dionaea muscipola)*. Weniger auffallende kommen vielfach auch sonst bei Pflanzen vor. Vom Stamm der Sinnpflanze und von ihren Aesten gehen Blattstiele aus, deren jeder vier Blattstiele zweiter Ordnung tragen; an diesen sitzen die unpaarigen Blättchen. Erschüttert man die Pflanze, so knicken die Blattstiele plötzlich ein und senken sich, während die Fiederblättchen sich mit den obern Flächen aneinander-

legen, wie die beiden Hälften eines zusammengefalteten Papierblatts. Man kann diese Bewegung auch an einem einzelnen Stiel hervorrufen, am leichtesten, wenn man ihn an der Unterfläche seiner Verbindungsstelle mit dem Ast berührt oder sanft reibt. An dieser Stelle sitzt der Blattstiel mit einer kolbenförmigen Verdickung, dem Gelenkwulst, an dem Ast auf; ähnliche Gelenkwülste befinden sich an den Ursprüngen der Blattstiele zweiter Ordnung und an den Stielen der Fiederblättchen. Durchschneidet man den Gelenkwulst, so findet man in der Mitte ein Gefässbündel und um dasselbe eine Lage sehr saftreicher Zellen, welche an der obern Seite mehr dickwandig, an der untern Seite sehr dünnwandig sind. Zwischen den Zellen finden sich mit Luft erfüllte Hohlräume. Man hat nachgewiesen, dass die Bewegung oder das Einknicken dadurch zu Stande kommt, dass ein Theil der Flüssigkeit aus den Zellen in die Zwischenräume austritt; das Zellgewebe wird infolge dessen schlaffer und vermag den Stiel nicht mehr zu tragen.

Eine solche Bewegung ist von der eigentlichen thierischen Bewegung deswegen sehr verschieden, weil bei dieser, wie wir später sehen werden, eine Zugwirkung auftritt, welche der Schwere entgegen Lasten zu heben vermag. Eben diese Eigenschaft ist es, die wir vorläufig mit dem Namen Contractilität belegt haben. Sie fehlt also hier, da bei der beschriebenen Bewegung der Mimose die Schwere den Blattstiel nach abwärts führt, wenn die untere Seite des Gelenkwulstes schlaff wird. Dagegen dürfen wir allerdings die beschriebene Erscheinung als einen Fall der andern schon erwähnten Eigenschaft, der Reizbarkeit, bezeichnen.

3. Viele Bewegungen, welche durch Contractilität lebendiger Materie zu Stande kommen, können nur mit Hülfe des Mikroskops wahrgenommen werden. Man darf sich jedoch, wenn man solche Erscheinungen untersuchen will, nicht von der sogenannten Molekularbewegung oder Brown'schen Bewegung täuschen lassen, auf

welche der berühmte englische Botaniker Brown zuerst aufmerksam gemacht hat. Wenn man pflanzliche oder thierische Theile bei einigermaassen starker Vergrösserung betrachtet, sieht man häufig kleine Körnchen oder dergleichen in einer eigenthümlichen zitternden Bewegung begriffen. Dass es sich dabei nicht um eine Lebenserscheinung handelt, geht schon daraus hervor, dass auch ganz leblose Körperchen, z. B. die Kohlentheilchen fein abgeriebener chinesischer Tusche, dieselbe Erscheinung zeigen. In der That sind es Strömungen in der Flüssigkeit, durch welche die leichten in ihr schwimmenden Theilchen fortgerissen werden. Solche Strömungen entstehen leicht in jeder Flüssigkeit theils durch Ungleichheiten der Erwärmung, theils durch die Verdunstung an den Rändern des Deckglases, theils endlich durch die unvermeidlichen Erschütterungen des Mikroskops. So schwach diese Strömungen auch sein mögen, die von ihnen bewirkten Verschiebungen erscheinen bei der starken Vergrösserung erheblich und sind zuweilen schwer von Bewegungen zu unterscheiden, welche wirklich von der Lebensthätigkeit der Theile bedingt sind. Sehr häufig sieht man diese Molekularbewegung auch im Innern lebender Theile, wenn in grössern oder kleinern Hohlräumen derselben (sogenannten Vakuolen) kleine Körnchen in einer dünnern, weniger zähen Flüssigkeit schwimmen.

4. Bringt man einen Tropfen Wasser aus einem Weiher oder Tümpel, wie er nach dem Regen sich gebildet hat, unter das Mikroskop, so bemerkt man darin meistens eine Anzahl lebender Wesen, die zum Theil mit grosser Geschwindigkeit hin- und herschiessen. Daneben fallen wol auch kleine längliche oder stäbchenförmige Körperchen auf, die sich mit zitternder Bewegung schneller oder langsamer bewegen. Bei diesen ist es zuweilen schwer zu unterscheiden, ob man es mit selbständiger oder mit Molekularbewegung zu thun habe. Man muss dann darauf achten, ob zwei nahe zusammenliegende Körperchen sich immer in gleicher Richtung bewegen oder

ob die Richtungen verschieden sind. Im letztern Falle ist es unwahrscheinlich, dass sie nur von Strömungen fortgerissen werden. So erkennen wir, dass es kleine Lebewesen gibt, welche mit der Fähigkeit selbständiger Bewegung begabt sind. Diese Wesen zeigen nicht wie die grössern Thiere und Pflanzen einen zusammengesetzten Bau, an dem einzelne Glieder, Organe und dergleichen unterschieden werden können. Sie sind scheinbar sehr einfach, bestehen sozusagen nur aus einer sehr kleinen Masse lebender Substanz, dem sogenannten Protoplasma. Dass sie wirklich leben, schliessen wir eben daraus, dass sie sich selbständig, d. h. ohne Einwirkung einer von aussen auf sie einwirkenden Ursache, bewegen. Längere Beobachtung zeigt auch, dass sie wachsen und sich vermehren. Sie können auch getödtet werden, z. B. durch Siedhitze, und dann hört ihre selbständige Bewegung auf.

Unter den verschiedenen Lebewesen, welche möglicherweise das Mikroskop in unserm Wassertropfen erkennen lässt, wollen wir eins etwas genauer betrachten. Es stellt sich als ein Klümpchen einer feinkörnigen Masse dar; die äussere Umrandung erscheint klar, frei von Körnchen, und scheint eine etwas festere Beschaffenheit zu haben als das Innere, dessen Consistenz wir als „festweich" bezeichnen können.* Diese zwischen flüssigem und festem Zustande die Mitte haltende Beschaffenheit ist eine charakteristische Eigenthümlichkeit aller lebenden Materie. Sie kommt zu Stande durch die Aufnahme von Wasser in die Poren einer festen Masse, welche da-

* In der Regel sieht man ausser jenen feinen Körnchen im Innern des Klümpchens noch einen grössern, bläschenartigen Körper, welchen man den Kern nennt. Die übrige Masse, das Protoplasma, ist ein Gemenge verschiedener chemischer Substanzen, von denen die sogenannten Proteine die wichtigsten sind. Sehr häufig enthält das Protoplasma allerlei „Einschlüsse", d. h. aus der Umgebung aufgenommene andere Körper, besonders auch solche, welche als Nahrung dienen.

durch aufquillt und mit dem Wasser ein inniges Gemenge darstellt. In diesem können Verschiebungen der Molekeln in ähnlicher, wenn auch vielleicht nicht ganz so freier Weise stattfinden, wie sonst nur in vollkommenen Flüssigkeiten. Eine dünne Leimgallerte mag eine Vorstellung von dem Aggregatzustande solcher lebenden Materie geben, wenn sie auch sonst nicht die Eigenschaften hat, welche jener zukommen.

Jenes feinkörnige Klümpchen stellt den Leib eines Wesens vor, welchem wir nach seinen Lebensäusserungen die Bezeichnung „Thier“ nicht vorenthalten können. Die Zoologen nennen diese Thierchen Amoeben. Eine Amoebe bewegt sich also durch eigene Kraft, scheinbar willkürlich; sie nimmt Stoffe aus der umgebenden Flüssigkeit auf zu ihrer Ernährung, sie wächst, vermehrt sich und stirbt. Infolge der Bewegung ändert die Amoebe fortwährend ihre Form. Man sieht, wie aus der Masse einzelne Fortsätze sich hervorstrecken; diese nehmen nach und nach einen grossen Theil der körnigen Masse auf, sodass eine Verschiebung des ganzen Klümpchens eintritt, eine wahre Ortsbewegung des Thieres; oder die Fortsätze werden wieder eingezogen, an einer andern Stelle werden ebensolche vorgeschoben, sodass die Bewegungsrichtung geändert wird; mit einem Worte, das Thier kriecht mit Hülfe der Fortsätze auf der Glasplatte, auf welcher man es beobachtet, umher. Daneben sieht man in der contractilen Masse Bewegungen der Körnchen; eine genauere Beobachtung aber lehrt, dass dieselben nur passiv bewegt werden und dass es sich dabei um eine wellenartig sich fortpflanzende Bewegungserscheinung des Protoplasmas handelt.*

---

* Die ausserordentliche Mannichfaltigkeit der Erscheinungen, welche an Amoeben und ähnlichen einfachen Lebewesen beobachtet werden, kann hier nicht geschildert werden. Ich muss dieserhalb auf die Lehrbücher der Zoologie verweisen.

5. Ganz gleichartige Bewegungen, wie bei diesen selbständig lebenden Thieren, den Amoeben, kommen auch bei höher organisirten Wesen, Pflanzen sowol wie Thieren, vor. Alle lebenden Wesen sind im Grunde genommen aus ebensolchen Protoplasmaklümpchen zusammengesetzt, wie wir sie bei der Amoebe sehen. Aber freilich haben

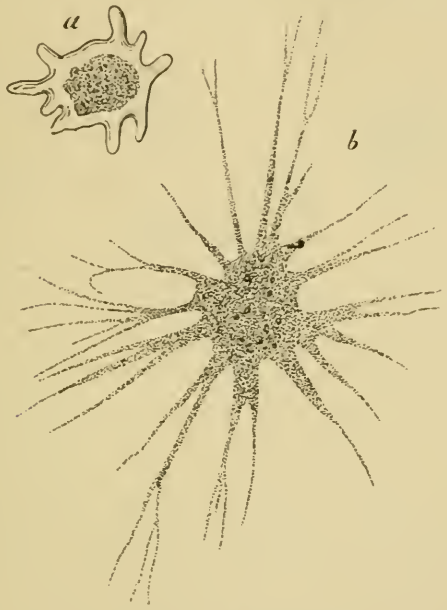


Fig. 1. Amoeben.
a. Amoeba verrucosa. *b.* Amoeba porrecta.

die meisten ihr Aussehen und damit auch ihre Eigenschaften wesentlich geändert; nur aus den Studien über die Entwickelung der Theile wissen wir, dass sie aus solchen Protoplasmaklümpchen hervorgegangen sind. Dennoch finden sich auch im ausgebildeten Organismus immer einzelne Theile, welche in allen Stücken den freilebenden Protoplasmaklümpchen der Amoeben gleichen und sich wie diese bewegen. Bringt man einen Blutstropfen unter das Mikroskop, so sieht man darin eine ungeheuere Zahl sehr kleiner, rother Körperchen, welchen das Blut

seine rothe Farbe verdankt. Zwischen diesen rothen Blutkörperchen sieht man hier und da vereinzelt farblose oder weisse Blutkörperchen, von runder oder zackiger Form, mit körnigem Protoplasma und einem Kern. Beobachtet man das Blut bei einer Temperatur von 35—40° C., so zeigen diese Blutkörperchen Bewegungen, welche denjenigen der Amoeben vollkommen gleichen und die man daher amöboide Bewegungen genannt hat.

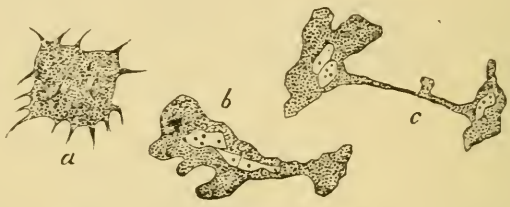


Fig. 2. Weisse Blutkörperchen vom Meerschweinchen.
a, b, c, verschiedene Formen, welche ein und dasselbe Körperchen annahm.

Sie senden Fortsätze aus und ziehen sie wieder ein, kriechen auf dem Glase umher, kurz sie verhalten sich ganz wie Amoeben; ja sie nehmen auch wie diese Stoffe aus dem umgebenden Blutwasser, z. B. Farbstoffkörnchen, welche man zugesetzt hat, in ihr Inneres auf („fressen sie") und stossen sie nach einiger Zeit wieder aus.

Auch die andere Art der oben beschriebenen Bewegung, die Protoplasmabewegung oder Körnchenströmung, wird an Theilen zusammengesetzter Organismen beobachtet. Bringt man die feinen Haare der Brennnessel unter das Mikroskop, so sieht man, dass jedes Haar aus einem geschlossenen Sack oder Schlauch besteht, an dessen Innenwand das Protoplasma in einer dünnen Lage ausgebreitet ist. Von dieser Randschicht ziehen einzelne dünnere oder dickere Stränge nach dem Innern; da, wo sie zusammentreffen, liegt ein ziemlich grosser Kern. Wir haben es hier also mit einer weitgehenden Umformung des ursprünglichen Protoplasmas zu thun: aus dem einfachen Klümpchen ist eine sogenannte Zelle mit Zellhaut geworden. Aber das Protoplasma hat noch seine

Fähigkeit bewahrt, selbständige Bewegungen zu bewirken. Wir sehen an ihm wellenförmige Bewegungen ablaufen, durch welche die Körnchen in ein scheinbares Fliessen versetzt werden, ähnlich wie dies bei manchen freilebenden einzelligen Lebewesen (Rhizopoden u. a.) geschieht. Die Bewegung geht eine Zeit lang in einer Richtung fort, dann steht sie plötzlich still, beginnt wieder in entgegengesetzter Richtung; zuweilen theilt sich ein Strom, andere vereinigen sich u. s. w. Stirbt das Protoplasma ab (was z. B. durch Steigerung der Temperatur über 60° herbeigeführt werden kann), dann hört jede Bewegung auf. Sie ist an die Lebenseigenschaften der Zelle gebunden.

6. Das freie Protoplasmaklümpchen, wie es die Amoebe zeigt, ist eine der einfachsten Formen eines Organismus. Solche Klümpchen können auch in Gruppen vorkommen und stellen dann eine Colonie von Organismen vor, deren jeder noch seine vollständige Selbständigkeit besitzt und die untereinander vollkommen gleichartig sind. In andern Fällen aber gehen die einzelnen Glieder der Colonie Veränderungen ein, und wenn diese Veränderungen in ungleicher Weise verlaufen, so entsteht daraus ein zusammengesetzter Organismus mit verschieden geformten Theilen. Jeder Theil ist ursprünglich einem vollkommen selbständigen Organismus gleichwertig; er besitzt alle Fähigkeiten, die zur Erhaltung des Lebens nothwendig sind. Die verschiedenen Functionen, welche bei den höhern Lebewesen (Thieren oder Pflanzen) auf verschiedene Organe vertheilt sind, finden sich in ihm, wenn auch nur in sehr vereinfachter Weise, beisammen. Man hat ihn daher sehr treffend als Elementarorganismus bezeichnet. Aber mit den Veränderungen der Form gehen in jenen Theilen meistens auch Aenderungen der Fähigkeiten Hand in Hand. Von den vielen Eigenschaften, welche das Protoplasma in den ursprünglichen Formen besass, gehen einzelne verloren, andere werden stärker ausgebildet. Eine Colonie gleichartiger Elementarorganismen können wir einem Gemeinwesen auf der

niedersten Stufe der Culturentwickelung vergleichen, wo jedes Glied noch alle Verrichtungen, die zum Leben nothwendig sind, nebeneinander zu besorgen hat. Einen zusammengesetzten Organismus mit verschiedenartig entwickelten und veränderten Elementarorganismen dagegen können wir einem modernen Staatswesen vergleichen, in dem die einzelnen Glieder die verschiedensten Thätigkeiten ausüben. Lebewesen solcher Art sind die höher entwickelten Pflanzen und Thiere. Sie entstehen aus einer einzelnen Zelle (dem sogenannten Ei), welche sich in einen Haufen anfänglich ganz gleichartiger Elementarorganismen oder Zellen theilt; aber diese entwickeln sich später in sehr verschiedener Weise, differenziren sich, wie der Schulausdruck lautet: so erlangen sie schliesslich verschiedenes Aussehen und verschiedene Verrichtungen. In einigen wird die Fähigkeit, Bewegungen auszuführen, welche ursprünglich allem Protoplasma zukommt, besonders entwickelt. Von diesen wollen wir eine Form, welche auch bei höhern Thieren vorkommt, noch kurz besprechen.

7. Streut man auf die Gaumenhaut eines lebenden oder eben getödteten Frosches ein leichtes Pulver, z. B. fein gepulverte Kohle, so sieht man dasselbe mit ziemlicher Geschwindigkeit in der Richtung nach dem Rachen zu fortrücken. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass jene Haut mit einem dichten Belag cylindrischer Zellen besetzt ist, welche palissadenartig nebeneinanderstehen. Jede dieser Zellen ist an ihrer freien Fläche mit einer grossen Zahl feiner Haare oder Wimpern besetzt, welche fortwährend in einer bestimmten Weise in Bewegung sind. Dadurch wird die an ihrer Oberfläche haftende Flüssigkeit und mit ihr alle in ihr schwebenden Körperchen stets in der nämlichen Richtung fortgetrieben. Man bezeichnet dies als Flimmerbewegung. Flimmerzellen kommen auch in der Luftröhre des Menschen und ihren Verzweigungen vor; die Bewegung ist hier nach aussen gerichtet und dient dazu, den Schleim

bis an den Kehlkopf zu befördern, von wo er dann durch einen Hustenstoss ausgeworfen werden kann. Bei manchen niedern, festsitzenden Thieren findet sich ein Wimperkranz rund um die Mundöffnung; er erzeugt hier einen Strudel, welcher Wasser und die in jenem schwimmenden Theilchen dem Thiere zur Ernährung zuführt. Andere im Wasser lebende Thierchen sind an ihrer ganzen

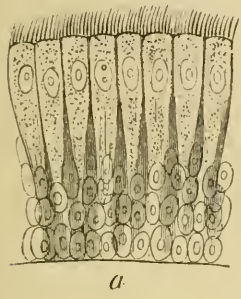


Fig. 3 a.
Wimperzellen unten spitz zulaufend und mit andern Zellen auf der Grundmembran aufsitzend.

Fig. 3 b.
Eine einzelne Wimperzelle, stärker vergrössert, von etwas abweichender Gestalt.

oder an einem Theil ihrer Oberfläche mit Wimpern besetzt und wirbeln sich damit im Wasser umher. Endlich findet man auch Körper, welche statt der feinen Wimperhaare nur eine längere und stärkere Geissel oder eine bewegliche Membran besitzen, durch deren schlängelnde Bewegungen sie in der Flüssigkeit fortbewegt werden, wie ein Boot durch die „Wrickbewegung" eines Ruders, oder wie sich der Wassersalamander durch die schlängelnde Bewegung seines Schwanzes bewegt.

An den Wimperzellen der Fig. 3 tritt uns eine Art von Differenzirung innerhalb einer einzelnen Zelle ent-

gegen. Ein Theil der Zelle, der in Wimpern gespaltene freie Saum, hat die Fähigkeit der Bewegung in höherm Grade entwickelt. Das Gleiche sehen wir an der in Fig. 4 dargestellten Vorticelle, einem in stehenden Gewässern vorkommenden einzelligen Thierchen. Dasselbe ist mit seinem Stiel an Steinen, Holz, Blättern oder dergleichen befestigt, sein glockenförmiger Körper flottirt im Wasser. An dem freien Rande dieser Glocke steht ein Kranz von Wimperhaaren, welche durch ihre fortwährende Bewegung einen Strudel im Wasser erzeugen und dadurch Nahrung in die sogenannte Mundöffnung hineintreiben. Aber dieses Thier zeigt noch eine zweite Art von Differenzirung des Protoplasmas. Innerhalb des Stiels sieht man einen dunkleren Streifen, welcher wie ein spiralig gewundenes Band erscheint. Derselbe ist fein gestreift; wo das Band an die Glocke anstösst, lösen sich die Streifen voneinander und ziehen als zarte Fäden in der Glockenwand bis zum Glockenrande.

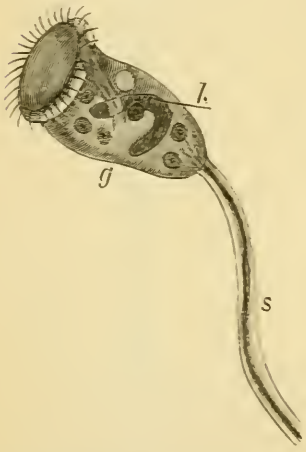


Fig. 4. Vorticelle. *s* der Stiel mit dem in ihm enthaltenen Muskelfaden, *g* die Glocke, *k* der Kern.

Diese Fäden können sich mit grosser Kraft in ihrer Längsrichtung verkürzen. Der Stiel wird, wenn dies geschieht, schraubenförmig, kürzer und dicker; der Glockenkörper kürzer und mehr kugelig. Wir nennen diese Gebilde Muskelfäden.

Wenn eine Zelle in solcher Weise sich ganz in Muskelsubstanz umwandelt, dann nennen wir sie eine Muskelzelle oder contractile Zelle. Wir finden solche Muskelzellen bei allen höhern Thieren, daneben aber auch Muskelfasern, welche durch Verschmelzung mehrerer Zellen zu langen faserigen Gebilden entstanden sind. Viele derartige Muskelfasern, durch bindegewebige Hüllen zu

grössern Organen vereinigt, nennt man Muskeln. Ihren Fasern, und damit den ganzen Muskeln kommt die Fähigkeit zu, sich zu verkürzen und dadurch auch andere Theile, mit denen sie verbunden sind, in Bewegung zu setzen. Sie sind die hauptsächlichsten und wirksamsten Bewegungsorgane der höhern Organismen.

ZWEITES KAPITEL.

1. Muskeln, ihre Form und Zusammensetzung; 2. Verbindung mit Knochen; 3. Knochen und Gelenke; 4. Feinerer Bau der quergestreiften Muskelfasern; 5. Elasticitätsgesetz; 6. Elasticität der Muskeln.

1. Die Muskeln bilden in den Körpern der Thiere das, was man im gewöhnlichen Leben als Fleisch bezeichnet. Präparirt man einen solchen Muskel, so findet man in der Regel, dass er an seinen beiden Enden in weisse Stränge oder Sehnen übergeht, welche an Knochen befestigt sind. Durch die Verkürzung der Muskeln können dann diese Knochen gegeneinander bewegt werden. Aber nicht alle Muskeln sind in dieser Weise angeordnet. Einige bilden in sich selbst zurücklaufende Ringe oder die Wandungen von hohlen Räumen, Säcken oder Schläuchen. Wenn diese sich verkürzen, so werden die Oeffnungen oder Hohlräume verkleinert, ihr Inhalt fortgeschoben.

Die mit Knochen verbundenen Skelettmuskeln können verschiedene Formen haben. Zuweilen sind sie platte dünne Bänder oder cylindrische Stränge, zum Theil von bedeutender Länge. Andere wieder sind in ihrer Mitte dicker als an ihren Enden; man nennt dann die Mitte den Bauch, und die Enden Kopf und Schwanz des Muskels. Manche Muskeln haben zwei oder mehrere Köpfe, d. h. zwei oder mehrere Stränge, welche von verschiedenen Knochenpunkten entspringen, vereinigen sich zu einem gemeinschaftlichen Bauch. Stets jedoch besteht ein solcher Muskel, er mag äusserlich gestaltet sein wie

auch immer, aus einzelnen Fasern, welche zu Bündeln vereinigt, den ganzen Muskel zusammensetzen.

Die Fasern sind von einer festen, schlauchartigen Hülle (dem Sarkolemma oder Muskelfaserschlauch) eingeschlossen. Mit diesem sind die Sehnen fest verkittet.

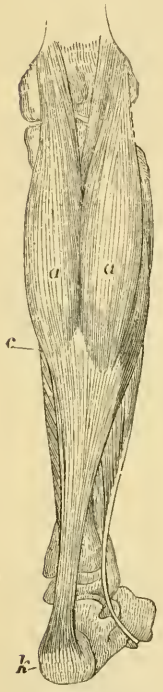


Fig. 5.
Der *M. gastrocnemius*, von hinten gesehen. Der darunterliegende *M. soleus* ist verdeckt. — *a*, *a* die beiden vom Oberschenkel entspringenden Köpfe; bei *c* beginnt der den untern Theil des Muskels bedeckende sehnige Ueberzug, welcher in die Achillessehne ausläuft und sich bei *k* an das Fersenbein anheftet.

2. Diese Sehnen bestehen aus starken, feinen Fäden vom Charakter des sogenannten Bindegewebes. Während eine grössere Zahl von Muskelfasern den Muskelbauch zusammensetzen, lagern sich diese Fäden zu Strängen aneinander, welche zuweilen nur kurz, in andern Fällen sehr lang sind. Je nach der Grösse der Muskeln sind sie bald dünner, bald stärker. Sie dienen zur festen Vereinigung der Muskeln mit den Knochen, auf welche sie gleichsam wie Seile den Zug des Muskels übertragen. Gewöhnlich ist der eine der beiden Knochen, an welchem ein Muskel befestigt ist, weniger beweglich als der andere, sodass bei der Verkürzung des Muskels der letztere gegen den erstern herangezogen wird. In diesem Falle nennt man die Anheftung des Muskels an dem weniger beweglichen Knochen seinen Ursprung, die Anheftung an den beweglichen seinen Ansatz. So gibt es z. B. einen Muskel, welcher vom Schulterblatt und Schlüsselbein entspringt und sich an den Oberarmknochen ansetzt; wenn dieser Muskel sich verkürzt, so hebt er den Arm aus der lothrecht herabhängenden Lage in die wagerechte. Nicht immer ist ein Muskel zwischen zwei benachbarten Knochen ausgespannt. Zuweilen überspringt er einen Knochen, um sich erst an den nächstfolgenden anzusetzen, oder es

kommt beides zusammen vor, indem verschiedene Köpfe desselben Muskels von zwei benachbarten Knochen entspringen, während die Sehne sich an einen dritten Knochen ansetzt. Diesen Fall sehen wir z. B. bei dem in Fig. 5 dargestellten dreiköpfigen Wadenmuskel (*Musculus triceps surae*).* Zwei seiner Köpfe entspringen an dem untern Ende des Oberschenkels oberhalb des Kniegelenks, der dritte am Schienbein; seine untere Sehne ist am Fersenbein angeheftet. Verkürzt sich der Muskel, so kann er entweder die Ferse heben und damit zugleich die Fussspitze senken; oder aber, wenn diese Bewegung aus irgend einem Grunde verhindert wird, kann er eine Beugung des Unterschenkels gegen den Oberschenkel bewirken. Ueberhaupt können Ursprung und Ansatz der Muskeln ihre Rolle vertauschen. Wenn beide Beine fest auf dem Boden aufstehen, so werden die genannten Muskeln die erwähnten Bewegungen nicht auszuführen vermögen. Dagegen können sie auf den ganzen Oberkörper eine Art von Stoss ausüben, durch welchen die Fersen vom Boden ab- und der Körper im ganzen gehoben wird.

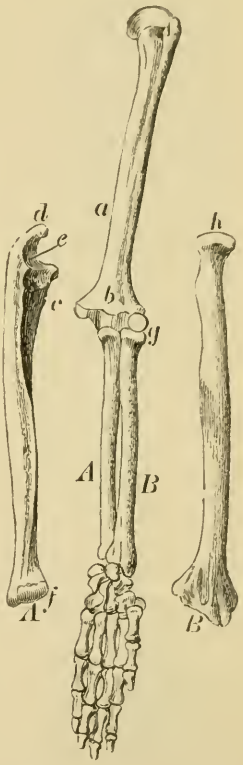


Fig. 6. Knochen des Arms. *a* der Oberarmknochen, *A* Elnbogenbein, *B* Speiche, *b*, *g*, *e*, *h* die Gelenkenden der Knochen am Elnbogengelenk.

3. Um die mechanischen Wirkungen der Skelettmuskeln deutlicher darstellen zu können, ist es nothwendig, etwas auf die Formen der Skelettknochen und die Art ihrer Verbindung untereinander einzugehen.

---

* Gewöhnlich wird dieser Muskel in zwei getrennt: den doppelköpfigen *M. gastrocnemius* und den einköpfigen *M. soleus*.

Die Knochen werden je nach ihrer Gestalt in platte, kurze und lange Knochen eingetheilt. Die platten Knochen sind, wie ihr Name ausdrückt, hauptsächlich nach zwei Richtungen ausgedehnt; sie stellen dünne Tafeln dar. Bei den kurzen Knochen sind alle drei Ausdehnungsrichtungen gering und nahezu gleich. Bei den langen Knochen endlich überwiegt die Längenausdehnung bedeutend über die beiden andern. Aus solchen langen Knochen sind hauptsächlich die Extremitäten, Arme und Beine, gebildet. Der Arm z. B. besteht aus einem langen Knochen, dem Oberarmbein; daran reihen sich zwei lange Knochen, die den Vorderarm bilden (man nennt sie das Elnbogenbein und die Speiche), endlich durch Vermittelung mehrerer kurzer Knochen, welche die Handwurzel bilden, die Hand selbst; diese besteht aus den fünf Mittelhandknochen und den fünf Fingern, von denen der erste zwei, die vier andern je drei Abtheilungen oder Glieder haben.

An allen diesen Knochen bemerken wir (wenn wir von den Handwurzelknochen absehen) einen langen mittlern Theil, den Schaft, und zwei dickere Enden. Der Schaft ist hohl und mit Mark gefüllt, weshalb man solche Knochen auch Röhrenknochen nennt. Die aufgetriebenen Enden sind abgerundet und mit einem glatten, knorpeligen Ueberzuge versehen. Die glatten Enden zweier aneinanderstossender Knochen passen ineinander, sodass die Knochen sich gegeneinander bewegen können, indem die Endflächen aufeinander gleiten. Eine solche Verbindung zweier Knochen nennt man ein Gelenk und die einander berührenden Endflächen der Knochen die Gelenkflächen. Je nach der Gestalt dieser Gelenkflächen ist die Bewegung, welche die Knochen gegeneinander ausführen können, verschieden. Bildet die Gelenkfläche einen Theil einer Kugelfläche, so ist die Bewegung am freiesten und kann nach allen Richtungen hin geschehen. Ein Beispiel davon sehen wir am obern Ende des Oberarmbeins, welches mit einer Kugelfläche endigt, die an einer entsprechenden Gelenkfläche des Schulterblattes anliegt. In

andern Fällen kann die Bewegung nur in einer bestimmten Richtung geschehen, wie z. B. in der Gelenkverbindung zwischen Oberarm und Vorderarm. Solche Gelenke nennt man Scharniergelenke. Sie gestatten den Winkel zwischen beiden Theilen zu verkleinern oder zu vergrössern. Es würde zu weit führen, hier alle Gelenke und die dadurch ermöglichten Bewegungen der Knochen zu behandeln; wir wollten nur zeigen, wie die Wirkung der Muskeln durch die Knochen, zwischen welchen sie ausgespannt sind, bedingt ist.

4. Wir kehren jetzt zu den Muskeln zurück, um uns mit dem feinern Bau der Muskelfasern bekannt zu machen. Die vom Sarkolemma eingehüllten Fasern sind sehr dünn, kaum mit blossem Auge sichtbar. Bei mikroskopischer Betrachtung mit mässigen Vergrösserungen sieht man an der vom Sarkolemma umhüllten Faser, der eigentlichen Muskelsubstanz, eine Abwechselung heller und dunkler Streifen, weshalb man diese Muskelfasern zum Unterschied von andern, später zu besprechenden, quergestreifte Muskelfasern nennt. Ausser diesem Inhalt sieht man im Innern des Sarkolemmaschlauchs noch Kerne, Reste der ursprünglichen Zellen, durch deren Verschmelzung die Faser entstanden ist. Behandelt man die Fasern mit verdünnter Essigsäure, so quellen sie und werden blasser, wodurch dann die Kerne noch deutlicher sichtbar werden.

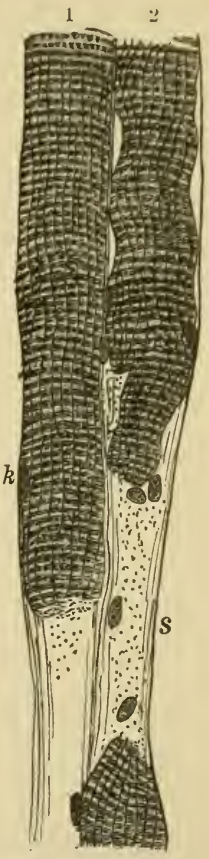


Fig. 7. Zwei quergestreifte Muskelfasern. An der Faser 1 sieht man das Faserende und die sich anschliessende Sehne; bei *k* ist ein Kern sichtbar. Faser 2 ist zerrissen und zeigt bei *s* den leeren Sarkolemmaschlauch und Kerne.

Schon an ganz frischen Muskelfasern sieht man häufig auch eine zarte Längsstreifung. Dieselbe tritt bei Behandlung mit gewissen Reagentien noch deut-

licher hervor; schliesslich kann der Inhalt vollkommen in eine Anzahl sehr feiner Fäden oder Fibrillen zerfallen, an deren jeder noch deutlich die Abwechslung heller und dunkler Querstreifen sichtbar ist. Bei manchen Muskeln, besonders denen von Insekten, tritt der Zerfall in Fibrillen schon an noch lebenden Fasern, ohne alle künstlichen Hülfsmittel ein. Die Muskelfaser besteht demnach aus einer Anzahl Fibrillen, welche so nebeneinander liegen, dass die hellen und die dunklen Stellen derselben genau aneinanderstossen und so die Erscheinung der Querstreifen an der ganzen Faser bewirken.

Sehr wichtig für die Kenntniss der Muskelstructur ist die Betrachtung der Muskelfasern in polarisirtem Licht. Die Lichterscheinungen beruhen nach den Anschauungen der heutigen Physik auf Schwingungen eines im ganzen Weltenraum verbreiteten, auch innerhalb der Körper vorhandenen feinen Stoffs, des Aethers. Diese Schwingungen gehen stets senkrecht auf die Fortpflanzungsrichtung der Bewegung vor sich. Innerhalb der senkrecht auf dem Lichtstrahl gedachten Ebenen kann ein Aethertheilchen nach den verschiedensten Richtungen hin schwingen. Unter gewissen Umständen aber schwingen sie alle nur in einer Ebene: dann zeigt ein solcher Lichtstrahl gewisse Eigenthümlichkeiten und wird polarisirt genannt. Manche Krystalle haben die Eigenschaft, das Licht, das durch sie hindurchdringt, zu polarisiren. Einige zerlegen dabei einen jeden Lichtstrahl in zwei Strahlen, welche in verschiedenen Richtungen aus dem Krystall austreten. Sie werden deshalb doppelbrechende Körper genannt; der isländische Kalkspat, auch Doppelspat genannt, bietet das bekannteste Beispiel eines solchen doppelbrechenden Körpers. Brücke hatte gefunden, dass von den beiden Schichten, welche bei mässigen Vergrösserungen in regelmässiger Abwechslung als helle und dunkle Streifen die Fasern zu bilden scheinen, die erste das Licht unverändert hindurchgehen lässt, die zweite dagegen doppelbrechende Eigenschaften besitzt. Bei

stärkerer Vergrösserung sieht man, wie es in Fig. 8 dargestellt ist, dass die dunklen Querstreifen aus zwei getrennten Streifen bestehen, und ausserdem erscheint dann mitten in der einfach brechenden hellen Schicht noch ein zarter dunkler Streifen, welcher gleichfalls doppelbrechend ist.

Fig. 8. Stück einer gefärbten Muskelfaser bei starker Vergrösserung (1000 : 1). Der dunkle Querstreifen erscheint in zwei Punktreihen getrennt; in der einfach brechenden, hellen Substanz sieht man noch einen zarten, doppelbrechenden, dunklen Streifen. Die kleinen, zwischen je zwei zarten Streifen enthaltenen Felder sind die Myomeren.

Aus allen diesen Erscheinungen müssen wir den Schluss ziehen, dass die quergestreifte Muskelfaser aus einer grossen Zahl sehr regelmässig angeordneter kleinster Theilchen bestehe, deren jeder schon einen sehr verwickelten Bau besitzt. Wir wollen sie Myomeren* nennen. Durch die Aneinanderreihung dieser kleinsten Theilchen der Länge nach entsteht eine Fibrille und viele solche nebeneinander liegender Fibrillen bilden die von dem Sarkolemmaschlauch umhüllte Muskelfaser.

5. Zum Studium der physiologischen Eigenschaften der Muskeln eignen sich vorzüglich die Muskeln kaltblütiger Thiere, besonders der Frösche, weil sie aus dem Verband des Thieres losgelöst noch sehr lange ihre Lebenseigenschaften bewahren. Köpft man einen Frosch und schneidet einen Muskel des Ober- oder Unterschenkels, ohne ihn zu verletzen, heraus, so kann man seine eine Sehne oder noch besser den Knochen, an welchem diese Sehne befestigt ist, in eine Zange einklemmen und seine andere Sehne mit einem Hebel in Verbindung bringen. Letzterer ersetzt den Knochen, durch dessen Bewegung die Verkürzung des Muskels erkannt werden kann. Wir können auch an den Muskel Gewichte

* Von (griechisch) Mys, Muskel, und Meros, Teilchen. Näheres folgt später.

hängen und untersuchen, ob und wie hoch er sie zu heben vermag. Aber wir bemerken dabei sofort, dass der Muskel durch die angehängten Gewichte gedehnt wird und zwar um so mehr, je schwerer das Gewicht ist. Es ist dies eine Folge der elastischen Eigenschaften des Muskels; ehe wir an die Untersuchung der Muskelverkürzung gehen, wird es daher nöthig sein, vorher die Elasticität derselben einer genauern Untersuchung zu unterwerfen.

Elastisch nennen wir solche Körper, welche unter der Einwirkung äusserer Gewalt ihre Gestalt verändern und beim Aufhören der äussern Einwirkung dieselbe wieder annehmen. Je vollständiger dieses geschieht, desto grösser ist die Elasticität des Körpers. Die äussere Gewalt kann bestehen in einem Zug, welcher den Körper in einer Richtung ausdehnt; oder in einem Druck, welcher den Körper auf einen kleinern Rauminhalt zusammenpresst, oder in einem Zug oder Druck, der den Körper biegt. In unserm Falle haben wir es mit Zugkräften zu thun, welche in der Längsrichtung des Körpers wirken und denselben dehnen; wir untersuchen die Zugelasticität des Muskels. Versuche über Zugelasticität sind von den Physikern an den verschiedensten Körpern angestellt worden. Man nimmt zu diesen Versuchen am besten Körper von regelmässiger Gestalt, Stäbe oder Drähte, deren Längenausdehnung ihre Dicke bedeutend übertrifft.

Befestigt man einen solchen Körper, z. B. einen Stahldraht, Glasfaden u. dgl. an seinem obern Ende unverrückbar an einem Balken der Zimmerdecke, misst genau seine Länge und hängt dann Gewichte an das untere Ende, so ergibt sich, dass die Dehnungen, welche solche Gewichte hervorbringen, erstens um so grösser sind, je schwerer das dehnende Gewicht oder die Belastung ist; zweitens je länger der gedehnte Körper ist. Aber umgekehrt wird bei gleicher Länge und gleicher Belastung die Dehnung um so geringer, je dicker der Körper, d. h. je grösser sein Querschnitt ist. Letzteres lässt sich leicht erklären, wenn man annimmt, ein Stab oder Draht

bestehe aus einem Bündel feiner Stäbe oder Drähte, welche glatt nebeneinander liegen. Wählen wir z. B. zum Versuch einen Stahlstab von genau einem Quadratcentimeter Querschnitt, so können wir uns vorstellen, dieser bestehe aus 100 nebeneinander liegenden gleichlangen Stäben, deren jeder einen Quadratmillimeter Querschnitt hat. Hängen wir also an einen derartigen Stab ein Gewicht von 1 kg = 1000 g, so würde gleichsam jeder der 100 dünnen Stäbe nur 10 g zu tragen haben. Vergleichen wir damit die Dehnung eines andern Stahlstabes, welcher gleiche Länge, aber doppelten Querschnitt hat, so können wir uns diesen zweiten Stab aus 200 derartigen feinen Stäben zusammengesetzt denken, deren jeder einen Millimeter Querschnitt hat. Es vertheilt sich also die Last jetzt auf 200 derartige Stäbe, und jeder derselben hat nur 5 gr zu tragen. Es wird dadurch erklärlich, warum ein doppelt so dicker Stab unter derselben Belastung nur halb so stark gedehnt wird. Dass die Dehnung der Länge des gedehnten Stabes proportional ist, kann man sich folgendermaassen klar machen. Jeder Körper besteht nach der Anschauung der jetzigen Physiker aus einer Anzahl kleiner Molekeln* oder Theilchen, welche durch anziehende und abstossende Kräfte in bestimmten Entfernungen voneinander gehalten werden. Wird ein solcher Stab an seinem obern Ende befestigt, und an seinem untern Ende mit einem Gewichte belastet, so wird die Entfernung der einzelnen Molekeln voneinander um eine geringe Grösse vermehrt. Die Summe aller dieser kleinen Entfernungszunahmen ist die gesammte Dehnung, die wir am untern Ende messen. Je länger ein Körper ist, desto mehr solcher kleiner Theilchen befinden sich in seiner ganzen Länge hintereinander, desto bedeutender muss also auch die gesammte Dehnung unter sonst gleichen Umständen sein.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich also für die

---

* Molekel, d. h. molecula (lateinisch) = kleine Masse.

elastische Dehnung das Gesetz, dass die Dehnung direct proportional ist der Länge des gedehnten Körpers und der Schwere des dehnenden Gewichts; dagegen umgekehrt proportional dem Querschnitt des gedehnten Körpers. Man bezeichnet dieses Gesetz, welches durch die genauesten Versuche vollkommen sichergestellt ist, als das Elasticitätsgesetz von Hook und 's Gravesande. Um aber für einen bestimmten Körper die Dehnung zu finden, bedarf es noch der Kenntniss eines Factors, welcher von der Natur des Körpers abhängt; denn unter sonst gleichen Umständen ist die wirklich im Versuch gefundene Dehnung bei Stahl eine andere als bei Glas, bei diesem wieder anders als bei Blei u. s. w. Wenn man aus den in den Versuchen gefundenen Dehnungen diejenige Dehnung berechnet, welche nach dem Elasticitätsgesetz auf die Einheit der Länge und des Querschnitts des belasteten Körpers und auf die Einheit der Belastung entfällt, so erhält man eine Zahl, welche aussagt, um wie viel ein Körper von bestimmter Beschaffenheit, welcher einen Meter lang ist und einen Quadratcentimeter Querschnitt hat, bei einer Belastung von einem Kilogramm gedehnt wird. Diese Zahl, welche also für jede Substanz, Stahl, Glas u. s. w. eine constante Grösse ist, nennt man den Elasticitätscoëfficienten der Substanz.

6. Man hat diese Untersuchungen auch auf organische Körper, Kautschuk, Seide, Muskeln u. s. w. ausgedehnt und dabei einige Eigenthümlichkeiten beobachtet, welche uns natürlich besonders interessiren müssen. Zunächst zeigen alle diese Körper, welche wir auch als weiche im Gegensatz zu den starren bisher in Betracht gezogenen bezeichnen können, eine viel grössere Dehnbarkeit, d. h. bei gleicher Länge, gleichem Querschnitt und gleicher Belastung werden die weichen, organischen Körper viel stärker gedehnt als die starren anorganischen. Ausserdem aber zeigen sie noch etwas Besonderes. Wenn man an einen Stahldraht oder dergleichen ein Gewicht hängt,

so wird er verlängert und behält dann die neue Länge so lange, als die Belastung auf ihn wirkt; nimmt man das Gewicht ab, so kehrt der Körper zu seiner frühern Länge zurück. Anders die organischen Körper. Hängen wir z. B. an einen Kautschukfaden ein Gewicht, so finden wir, dass er sofort um eine gewisse Grösse gedehnt wird. Aber wenn das Gewicht nicht gleich wieder entfernt wird, so sehen wir, dass der Kautschukfaden noch weiter gedehnt wird, das Gewicht sinkt immer mehr, freilich nur langsam und zwar mit der Zeit immer langsamer; aber selbst nach 24 Stunden kann man immer noch eine geringe Zunahme in der Dehnung des Fadens beobachten. Wird jetzt das Gewicht entfernt, so verkürzt sich der Faden sofort um eine beträchtliche Grösse, kehrt aber nicht ganz zu seiner ursprünglichen Länge zurück, sondern erreicht diese nur allmählich im Laufe vieler Stunden. Man bezeichnet diese Erscheinung als die nachträgliche Dehnung der organischen Körper. Sie zeigt sich auch am Muskel und erschwert natürlich Bestimmungen über die Dehnbarkeit der Muskeln, da die Messungen verschieden ausfallen je nach dem Moment, in welchem die Ablesung erfolgt. Gewöhnlich berücksichtigt man nur den Betrag der augenblicklich eintretenden Dehnung und vernachlässigt die nachträgliche Dehnung ganz.

Sehr gut eignet sich zu diesen Untersuchungen ein von Du Bois-Reymond erfundener Apparat, welcher in Fig. 9 (S. 24) dargestellt ist. Der Muskel wird an einem festen Träger durch Festklemmen des Knochens, an welchem seine eine Sehne sich ansetzt, in einer Zange unverrückbar befestigt. An seine andere Sehne befestigt man mit Hülfe eines Häkchens ein leichtes Stäbchen, welches eine feine Theilung trägt. Unterhalb dieser Theilung gabelt sich das Stäbchen in zwei Arme, die sich weiter unten wieder vereinigen; in dem so entstehenden Raum ist eine Wagschale zum Auflegen der belastenden Gewichte angebracht. Das Stäbchen endigt schliesslich mit zwei verticalen senkrecht aufeinander stehenden

dünnen Glimmerplatten, welche in ein Gefäss mit Oel tauchen und verhindern, dass das Ganze seitliche Schwankungen mache, während sie der Auf- und Abbewegung kein Hinderniss in den Weg setzen. Um die Dehnung des Muskels zu bestimmen, beobachtet man die an dem Muskel befestigte Scala mit einem Fernrohr, merkt an, welcher Theilstrich der Scala mit einem im Fernrohr horizontal ausgespannten Faden zusammenfällt, legt dann Gewichte auf und beobachtet die Verlängerung, welche sich durch eine Verschiebung des Scalenbildes gegen den Faden bemerklich macht. Natürlich muss man, um aus den gewonnenen Zahlen die Dehnbarkeit zu berechnen, das Gewicht des an den Muskel gehängten Apparats mit in Anschlag bringen.

Fig. 9. Apparat von Du Bois-Reymond zur Untersuchung der elastischen Dehnung der Muskeln.

Nicht ganz so genaue, aber viel bequemere und für die meisten Fälle ausreichende Versuche kann man mit der oben schon kurz erwähnten Vorrichtung machen, indem man die Dehnungen des Muskels an den Ausschlägen eines an ihm befestigten Hebels misst. Man kann auch an dem Hebel eine Schreibvorrichtung anbringen in Form einer an dem Hebel hängenden Stahlspitze, welche an einer davorgestellten berussten Glasplatte die Bewegung des Hebels anzeichnet. Eine solche Vorrichtung nennt man Myographion oder Muskelschreiber. Sie ist in Fig. 10 in der von Pflüger angegebenen vereinfachten Form dargestellt. Der auf seine Elasticität zu untersuchende Körper ist in der Klemme *C* festgeklemmt und mit dem

Hebel *EE* verbunden, dessen Spitze an der berussten Glasplatte anliegt.* Das Gewicht des Hebels wird durch das Gegengewicht *H* im Gleichgewicht gehalten. Legt man auf die Wagschale *F* Gewichte, so geht der Hebel abwärts; seine Spitze zeichnet eine gerade Linie, welche

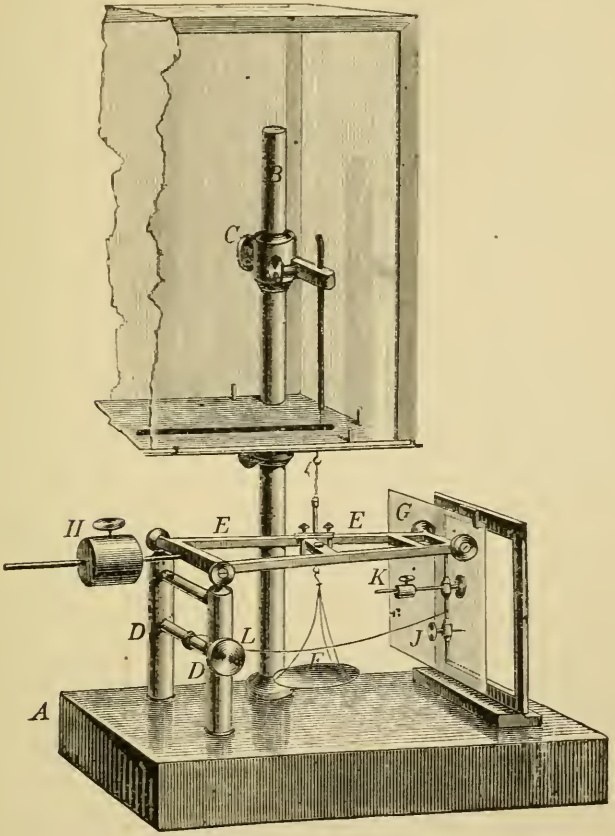


Fig. 10. Einfaches Myographion.

den Betrag der Dehnung zu messen gestattet. Bei Versuchen an Muskeln ist es wichtig, dieselben vor Ver-

* Durch Aufwinden des Fadens *L* auf die Welle *D* kann man die Spitze *J* von der Glasplatte *G* entfernen, wenn nicht geschrieben werden soll.

trocknung zu schützen. Zu diesem Zwecke wird der Muskel mit einem Glasgehäuse umgeben und die Luft in diesem feucht erhalten.

Muskeln zeigen noch eine andere Abweichung von dem Verhalten der starren Körper, welche gleichfalls sämmtlichen weichen Körpern eigen ist. Am Stahl u. dgl. haben wir gefunden, dass die Dehnungen den Belastungen genau proportional sind, d. h. wird ein gewisser Stahldraht durch 1 kg um 1 mm gedehnt, so beträgt die Dehnung bei 2 kg Belastung 2 mm, bei 3 kg Belastung 3 mm u. s. f. Anders der Muskel und die übrigen weichen Körper. Sie sind bei schwachen Belastungen verhältnissmässig dehnbarer als bei stärkern. Ein Muskel z. B. werde durch 10 g Belastung um 5 mm gedehnt; bei 20 g Belastung wird dann seine Dehnung nicht 10 mm betragen, sondern vielleicht nur 9 mm, bei 30 g Belastung nur 12 mm u. s. f. Die Dehnung wächst also bei steigender Belastung immer weniger und wird zuletzt unmerklich, bis man an die Grenze gelangt, wo der Muskel durch das angehängte Gewicht zerrissen wird.

Diese Abweichungen der weichen organischen Körper vom Elasticitätsgesetz sind wahrscheinlich keine principiellen, sondern nur durch die ausserordentlich viel grössere Dehnbarkeit, die leichtere Verschiebbarkeit der Molekeln gegeneinander bedingt. Für unsere Zwecke ist es nicht nothwendig, auf die theoretische Seite dieser Frage einzugehen. Wir haben die Elasticitätsverhältnisse nur erwähnt, weil sie bei der Wirkung der Muskeln eine wichtige Rolle spielen. Wenn ein Muskel sich verkürzt, vermag er ein Gewicht zu heben. Dasselbe Gewicht dehnt aber den Muskel, und aus dem Gegeneinanderwirken der beiden Kräfte, dem Verkürzungsbestreben und der elastischen Dehnung, ergibt sich die schliessliche Wirkung, auf welcher die Arbeitsleistung beruht.

In den Versuchen mit dem Apparat Fig. 9 oder mit dem Myographion Fig. 10 erhalten wir einzelne Werthe für die Dehnung des Muskels durch bestimmte Gewichte.

Durch eine Abänderung des Myographions, welche von dem schwedischen Physiologen Magnus Blix herrührt, kann man aber auch die Dehnungen für alle Gewichte zwischen zwei bestimmten Grenzen in einem Zuge bestimmen und auf der Glastafel des Myographions in Gestalt einer Curve aufzeichnen lassen. Fig. 11 gibt eine schematische Darstellung des Apparats. Der Muskel ist an einem verticalen Träger AS bei h befestigt, sein unteres Ende bei b mit dem Hebel $a\,b$ verbunden. Der Drehpunkt dieses Hebels a befindet sich an einer horizontalen Schiene SS, welche mit dem Träger AS fest ver-

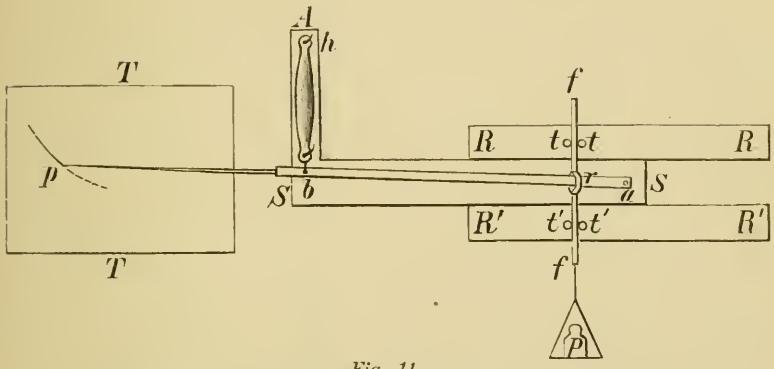


Fig. 11.
Schematische Darstellung des Apparats von Magnus Blix.

bunden ist. Träger und Schiene können zwischen zwei festen Führungsleisten RR und RR' verschoben werden. Das Gewicht p hängt durch den Ring r an dem Hebel; das mit dem Ring verbundene Stäbchen ff und die Stifte t, t, t', t' gestatten dem Gewichte freie Bewegung in verticaler Richtung, verhindern aber jede Verschiebung nach rechts oder links. Wird der Muskel mit seinem Träger und der Schiene SS nach rechts verschoben, so gleitet das Gewicht auf dem Hebel; sein Angriffspunkt wird also vom Drehpunkt entfernt und damit sein Moment oder seine Wirkung auf den Muskel vergrössert. Der Muskel wird also proportional zur Verschiebung stärker

gedehnt und die jeder Belastung entsprechende Zunahme seiner Länge auf der Glastafel in Form einer Curve aufgezeichnet.

DRITTES KAPITEL.

1. Reizbarkeit der Muskeln; 2. Zuckung und Tetanus; 3. Hubhöhe und Arbeitsleistung; 4. Innere Arbeit beim Tetanus; 6. Wärmebildung und Muskelton; 6. Formveränderung bei der Zusammenziehung.

1. Wenn wir einen Froschmuskel aus dem Körper ausschneiden und in dem oben beschriebenen Myographion befestigen, so werden wir niemals beobachten, dass er sich von selbst verkürzt. Oder wenn er dies einmal thun sollte, so können wir sicher sein, dass irgendeine zufällige, von uns nur nicht wahrgenommene Ursache von aussen her auf ihn eingewirkt hat. Dagegen können wir jederzeit die Verkürzung des Muskels herbeiführen, wenn wir ihn mit einer Pincette kneipen, oder mit einer starken Säure betupfen, oder andere Einflüsse auf ihn wirken lassen, die wir noch kennen lernen werden. Der Muskel geräth also nicht von selbst in Verkürzung, er kann aber dazu veranlasst werden. Diese Fähigkeit des Muskels setzt uns in den Stand, den Zustand der Verkürzung willkürlich herbeizuführen und genauer zu erforschen.

Das Myographion (Fig. 10) kann auch benutzt werden, um die Verkürzung des Muskels durch Hebung der Zeichenspitze auf der berussten Glasplatte aufzuzeichnen. An dieser können wir dann die Grösse der Verkürzung messen. Es wird uns später noch wichtige Dienste leisten. Wenn es sich aber nur darum handelt, zu erkennen, ob unter gewissen Umständen eine Verkürzung auftritt oder nicht, ersetzen wir es vortheilhafter durch einen Apparat, welchen E. Du Bois-Reymond für Vorlesungsversuche angegeben hat, und den er Muskeltelegraph nennt (Fig. 12).

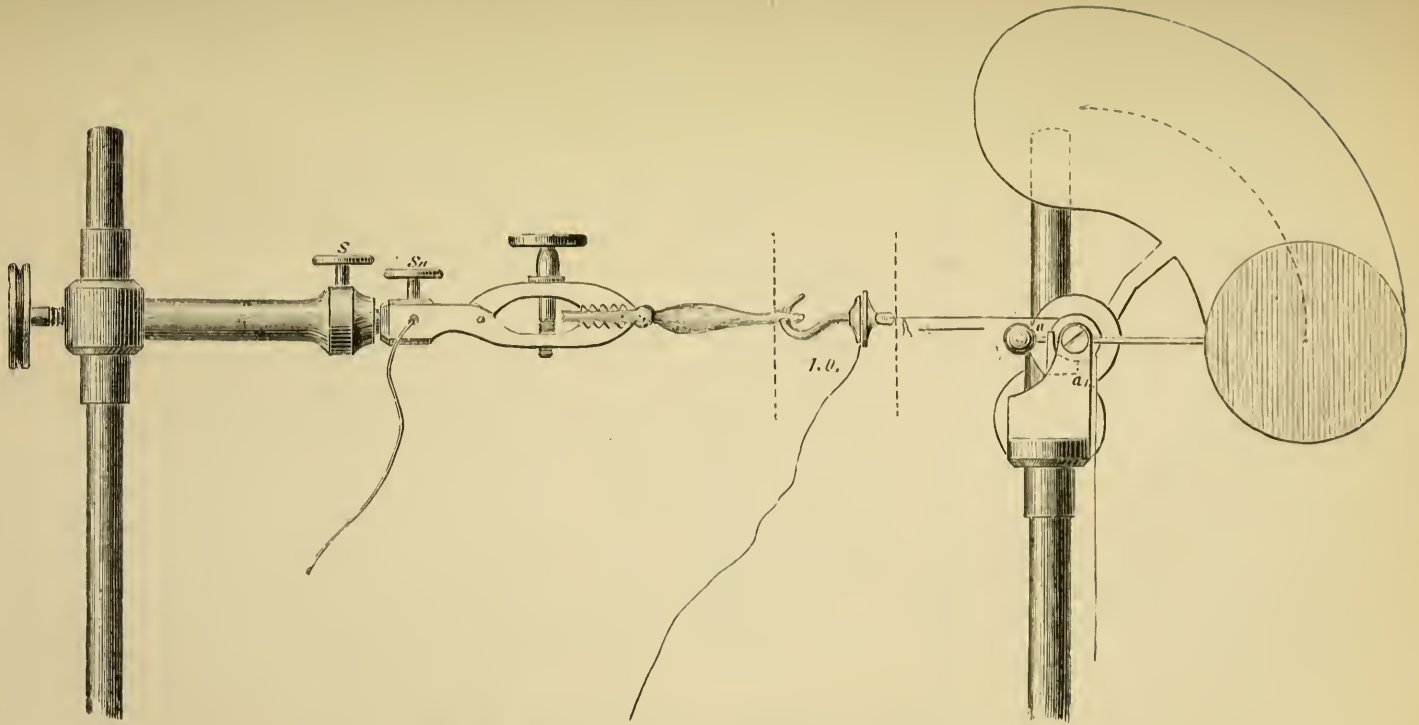


Fig. 12. Muskeltelegraph von E. Du Bois-Reymond.

Der Muskel wird in einer Klemme befestigt: sein anderes Ende wird durch einen Haken mit einem Faden verbunden, welcher über eine Rolle läuft. Die Rolle trägt einen langen Zeiger; an diesem ist eine gefärbte Scheibe befestigt, welche vor einem weissen Hintergrunde spielt. Verkürzt sich der Muskel, so dreht er die Rolle und hebt die Scheibe, was selbst in grösserer Entfernung leicht sichtbar ist. Ein um die Rolle geschlungener zweiter Faden trägt einen Eimer von Messingblech, der mit Schrotkörnern gefüllt werden kann, um den Muskel mehr oder weniger zu belasten.

Solche Einwirkungen, welche den Muskel zur Verkürzung veranlassen, wie das Kneipen oder das Betupfen mit Säure, nennt man Reize. Man sagt, der Muskel sei reizbar, weil er eben durch Reize zur Verkürzung veranlasst werden kann. Die oben angeführten Reize waren mechanische und chemische; sie haben den Nachtheil, dass der Muskel, wenigstens an der angegriffenen Stelle, zerstört oder doch so verändert wird, dass er bald aufhört reizbar zu sein. Es gibt aber eine andere Art von Reiz, welche diesen Nachtheil nicht hat. Verbinden wir die Zange, welche das obere Muskelende trägt, und den Haken, welcher an seinem untern Ende befestigt ist, mit den beiden Belegungen einer geladenen Kleist'schen oder Leidener Flasche, so geht in dem Moment, wo diese Verbindung hergestellt wird, die Entladung vor sich und ein elektrischer Schlag fährt durch den Muskel. In demselben Augenblick sehen wir den Muskel sich verkürzen und mit einem plötzlichen Ruck die Scheibe in die Höhe schleudern. Um den Versuch zu wiederholen, müssten wir die Kleist'sche Flasche von neuem laden. Wir können aber solche elektrische Schläge auf bequemere Weise erzeugen mit Hülfe der sogenannten Induction. Nehmen wir zwei Rollen von übersponnenem Kupferdraht und verbinden die Enden der einen B (Fig. 13) mit dem Muskel. Durch die andere Rolle A leiten wir den elektrischen Strom einer Batterie. Da beide Rollen durchaus von-

einander isolirt sind, kann der Strom, welcher durch die Rolle *A* geht, nicht in die Rolle *B* und den mit dieser verbundenen Muskel eindringen. Wenn wir aber den elektrischen Strom in der Rolle *A* plötzlich unterbrechen, so entsteht in der Rolle *B* ein kurzdauernder elektrischer Strom, ein sogenannter Inductionsschlag: dieser geht durch den Muskel und reizt ihn, d. h. wir sehen in dem Moment der Oeffnung des Stromes in der Rolle *A* eine plötzliche Verkürzung des Muskels, welche die mit ihm verbundene Scheibe in die Höhe schleudert. Dasselbe geschieht, wenn wir den Strom in der Rolle *A* wieder schliessen: auch in diesem Moment entsteht

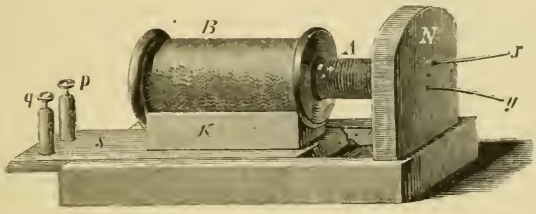


Fig. 13. Inductionsrollen.

Die Rolle *A* ist mit Hülfe der Drähte *x* und *y* mit der Batterie verbunden; die Rolle *B* mit Hülfe von Drähten, die in *p* und *q* eingeklemmt sind, mit dem Muskel.

in der Rolle *B* ein Inductionsschlag. Wir haben somit in dem elektrischen Reiz ein einfaches und bequemes Mittel, beliebig oft in dem Muskel eine solche plötzliche Verkürzung hervorzubringen. Wir wollen sie eine Zuckung nennen. Aus den bisher beschriebenen Versuchen lernen wir, dass ein einzelner elektrischer Schlag, wie ihn die Entladung einer Kleist'schen Flasche oder der ihm ähnliche Inductionsschlag bietet, das bequemste Mittel ist, solche Zuckungen beliebig oft hervorzurufen.

Auch der elektrische Strom der Batterie selbst kann auf den Muskel als Reiz wirken. Verbinden wir die Pole der Batterie mit dem Muskel, so strömt ein constanter Strom durch denselben. Wir wollen den einen Verbindungsdraht aus zwei Stücken bestehen lassen und

zwischen diesen durchschnittenen Enden ein kleines mit Quecksilber gefülltes Näpfchen einschalten. Das eine Ende des Drahtes lassen wir ein für allemal in das Quecksilber eintauchen; das andere Ende krümmen wir in die Gestalt eines Hakens, den wir bequem in das Quecksilber eintauchen und wieder herausnehmen können. So können wir mit Leichtigkeit den Strom im Muskel schliessen und wieder unterbrechen. Was sehen wir in diesem Falle? In dem Moment der Schliessung des Stromes erfolgt eine Zuckung, ähnlich derjenigen, welche durch einen elektrischen Schlag hervorgerufen wurde. Der Muskel verkürzt sich, die Scheibe wird emporgeschleudert und fällt wieder zurück. Aber sie kehrt nicht ganz in ihre frühere Lage zurück: sie bleibt etwas erhoben und zeigt uns so, dass der Muskel jetzt dauernd verkürzt ist, und diese schwächere Verkürzung hält an, solange der constante Strom durch den Muskel fliesst.

Unterbrechen wir den Strom, so sehen wir zuweilen, nicht immer, eine Zuckung, welche den Hebel in die Höhe schleudert, dann aber nimmt der Muskel seine natürliche Länge wieder an und bleibt in dieser, bis ein neuer Reiz ihn trifft. Der constante Strom scheint also bei der Schliessung und Oeffnung ganz ähnlich zu wirken wie ein Inductionsschlag. Wie wir aber später erfahren werden, sind seine Wirkungen verwickelter. Wir wollen uns deshalb vorläufig, da es uns nur darauf ankommt, die Verkürzung des Muskels zu untersuchen, ausschliesslich der Inductionsschläge bedienen.

2. Wir haben in diesen Versuchen zwei Arten der Verkürzung des Muskels kennen gelernt, nämlich die kurz dauernde Verkürzung, die wir Zuckung nannten, und eine länger dauernde, wie sie der constante elektrische Strom hervorbringt. Diese länger dauernde Verkürzung können wir noch besser hervorrufen, wenn wir einen Reiz, der an und für sich nur eine einzelne Zuckung bewirken würde, schnell vielmals hintereinander auf den Muskel wirken lassen. Nehmen wir wieder die beiden

Rollen *A* und *B* (Fig. 13 auf S. 31); verbinden wir *A* mit einer Kette, *B* mit dem Muskel. In den Kreis der Kette, welcher die Rolle *A* enthält, schalten wir ausserdem eine Vorrichtung ein, welche den Strom schnell hintereinander wiederholt zu schliessen und zu öffnen gestattet. Wir bedienen uns dazu eines sogenannten Blitzrades (Fig. 14). Das Rad *z* ist aus einer leitenden Substanz, z. B. Kupfer, gefertigt; an seinem Umfange sind Zähne eingeschnitten, ähnlich wie an dem Steigrad einer Uhr. An diesem Umfang schleift der federnde Kupferdraht *b*. Die Achse des Rades sowie der Draht *b* sind vermittelst der Klemmschrauben *d* und *f* in den Kreis der elektrischen Kette und der Rolle *A* (Fig. 12) eingeschaltet. Steht die Feder auf einem Zahn des Radumfangs, so kann der Strom durch das Rad und somit auch durch die Rolle *A* gehen; er ist aber unterbrochen während der Zeit, wo die Feder von einem Zahn zum andern überspringt. Wenn wir das Rad um seine Achse drehen, bekommen wir also abwechselnde Schliessungen und Oeffnungen des Stromes in der Rolle *A*. In der danebenstehenden Rolle *B* entstehen demnach fortwährend Inductionsströme, welche den Muskel durchströmen. Jeder dieser Ströme reizt den Muskel. Wenn wir das Rad langsam drehen, so sehen wir einzelne Zuckungen des Muskels. Drehen wir aber schneller, sodass die einzelnen Reize schnell aufeinanderfolgen, so hat der Muskel nicht Zeit, dazwischen zu erschlaffen, er bleibt dauernd zusammengezogen. Eine solche dauernde Zusammenziehung nennen wir zum Unterschied von einer einzelnen Zuckung einen Tetanus des Muskels.*

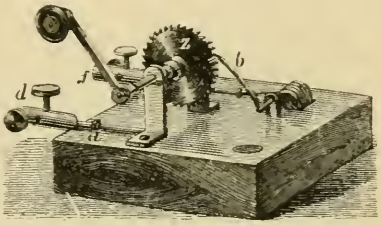


Fig. 14. Blitzrad.

Man kann die häufig wiederholte Schliessung und Oeff-

* Tetanus (griechisch) = Spannung.

nung des Stromes auch durch einen selbstthätigen Apparat, welcher durch den Strom selbst in Bewegung gesetzt wird, bewirken. Wir nennen ihn den Wagner'schen Hammer. Er ist in Fig. 15 abgebildet. Der Strom der Kette wird durch die rechts gezeichnete Säule der platten Neusilberfeder *oo* zugeleitet. Auf dieser ist ein kleines Platinplättchen *c* angebracht, welches durch Federkraft gegen die darüber befindliche Spitze angedrückt wird. Von dieser gelangt der Strom zu den Windungen eines kleinen hufeisenförmigen Elektromagneten und nachdem er diese durchlaufen, durch die in der Figur hinten sichtbare Klemme zur Kette zurück. An der Feder *oo* befestigt schwebt über den Polen des Elektromagneten ein Anker von weichem Eisen, *n*. Wenn man den Strom schliesst, so entsteht in dem Hufeisen Magnetismus: der Anker *n* wird angezogen, reisst das Plättchen *c* von der Spitze ab und unterbricht den Strom. Dadurch verliert der Elektromagnet seinen Magnetismus: er lässt den Anker los und das Plättchen *c* wird wieder durch die Wirkung der Feder gegen die Spitze angedrückt. Dadurch wird der Strom wieder geschlossen, der Elektromagnet erlangt von neuem seine Kraft, zieht den Anker wieder an, unterbricht den Strom von neuem, und so geht es fort, solange die Kette zwischen der Säule rechts und der hintern Klemme eingeschaltet bleibt. Will man diesen Hammer zur Erregung von Inductionsströmen benutzen, so schaltet man die Rolle *A* (des Apparats Fig. 12, S. 31) zwischen den beiden vorderen Klemmen ein.*

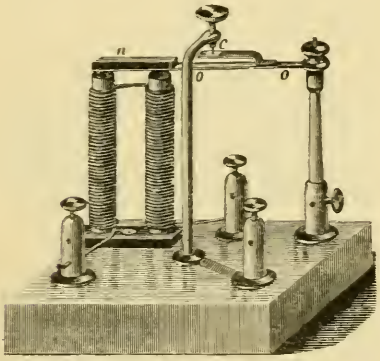


Fig. 15. Wagner'scher Hammer.

* Soll der Wagner'sche Hammer für sich allein in Gang gesetzt werden, so müssen die beiden vordern Klemmen durch

Man kann den Wagner'schen Hammer in vereinfachter Form mit der Rolle *A* ein für allemal verbinden. Die zweite Rolle *B* setzt man am besten auf einen Schlitten, mit welchem sie auf einer Schlittenbahn der Rolle *A* mehr oder weniger genähert werden kann; hierdurch ist man im Stande, die Stärke der in ihr erzeugten Inductionsströme nach Belieben abzustufen. Einen solchen Apparat stellt Fig. 16 vor. Die zweite Rolle, in welcher die Inductionsströme entstehen, ist hier mit *i*, die erste Rolle,

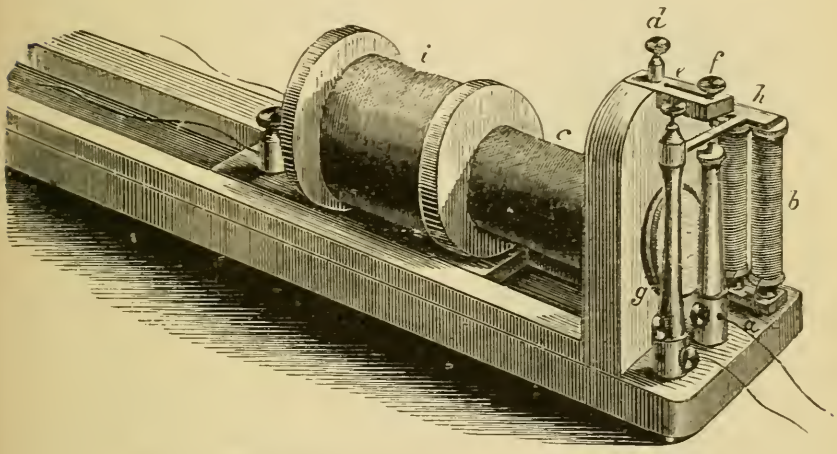


Fig. 16. Schlitteninductorium von Du Bois-Reymond.

durch welche die constanten Ströme fliessen, mit *c* bezeichnet; *b* ist der Elektromagnet; *h* der Anker des Hammers; *f* eine Schraube, an deren Spitze die den Anker *h* tragende Neusilberfeder mit einem auf ihrer obern Fläche angebrachten Plättchen anliegt. Der Strom geht von der Säule *g* über *f e d* zur Rolle *c*, von da durch die Windungen des Elektromagneten *b* und über *a* zur Kette zurück. Sobald *h* von *b* angezogen wird, ist der Strom unterbrochen.

---

einen Draht verbunden sein, wodurch erst die Leitung von der Spitze zu den Windungen des Elektromagnets und von da zurück zur Kette vervollständigt wird.

Einen solchen Apparat bezeichnet man als Schlitteninductorium. Wir haben nur nöthig, die Enden der Rolle *i* mit dem Muskel zu verbinden, zwischen den Säulen *a* und *g* die Kette einzuschalten.* Dann wird sofort das Spiel des Hammers beginnen: die in *c* erzeugten Inductionsströme werden durch den Muskel gehen und der Muskel wird sich tetanisch zusammenziehen.

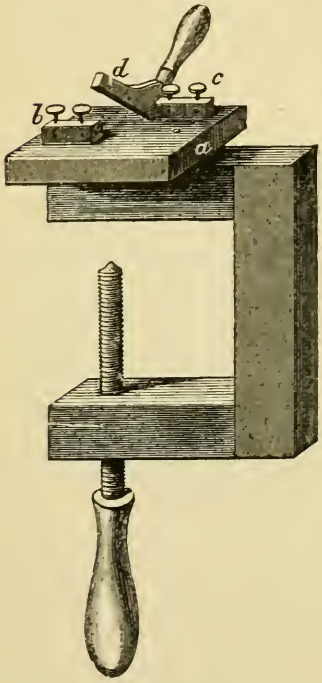


Fig. 17. Vorreiberschlüssel von Du Bois-Reymond.

Statt die Rolle *i* unmittelbar mit dem Muskel zu verbinden, führen wir besser die Drähte von der Rolle zu den beiden Klemmen *b* und *c* des in Fig. 17 abgebildeten Apparats, welchen wir Schlüssel zum Tetanisiren oder auch Vorreiberschlüssel nennen. Von denselben Klemmen *b* und *c* gehen zwei andere Drähte zum Muskel weiter. Wenn das Inductorium arbeitet, so wird der Muskel in Tetanus gerathen. Sobald wir aber den Hebel *d* herunterdrücken, sodass er *b* und *c* miteinander verbindet, können die Ströme der Rolle *i* durch den Hebel gehen. Da derselbe aus einem kurzen dicken Messingstück gebildet ist, welches dem Strome fast gar keinen Widerstand bietet, während der Muskel einen grossen Widerstand hat, so geht fast nichts von dem Strome durch den Muskel, sondern alles durch den Hebel *d*. Der Muskel bleibt also in Ruhe. Sobald wir aber den Hebel *d* heben, müssen die Inductionsströme

* Die Bedeutung der Säule bei *a* und der an ihrem obern Ende befindlichen Schraube wird später erklärt werden.

wieder durch den Muskel gehen. Ein Druck auf den Griff des Hebels *d* genügt also, den Tetanus nach Belieben hervorzurufen und wieder zu beseitigen. So sind wir in den Stand gesetzt, diesen Vorgang in dem Muskel genauer zu studiren.

Wir haben jetzt den Muskel in zwei Zuständen kennen gelernt. In dem gewöhnlichen, in welchem er sich in der Regel im Körper und nach der Herausnahme aus demselben befindet, und in dem der Verkürzung, welche durch Reize hervorgerufen wird. Wir wollen den ersten Zustand den der Ruhe, den zweiten den der Thätigkeit des Muskels nennen. Die Thätigkeit des Muskels tritt in zwei Formen auf, als plötzliche, einmalige Verkürzung oder Zuckung und als dauernde Zusammenziehung oder Tetanus. Letzterer ist wegen seiner längern Dauer leichter zu untersuchen. Für viele Fragen ist es gleichgültig, ob wir sie am zuckenden oder am tetanisirten Muskel studiren. Wir werden daher in den folgenden Untersuchungen uns je nach den Umständen bald der einen, bald der andern Reizungsart bedienen.

3. Wenn wir an den Muskel ein nicht zu schweres Gewicht hängen, so ist er im Stande dieses Gewicht zu heben, sobald er in Thätigkeit versetzt wird. Er hebt die Last auf eine bestimmte Höhe und leistet dabei eine Arbeit, welche nach den Principien der Mechanik in Zahlen ausgedrückt werden kann, indem wir das gehobene Gewicht mit der Höhe, auf welche es gehoben worden ist, multipliciren. Die Höhe, bis zu welcher das Gewicht gehoben wird, die Hubhöhe des Muskels, können wir messen, wenn wir das schon beschriebene Myographion benutzen. Wenn an den Hebel des Myographions das Gewicht gehängt wird, so wird zunächst der Muskel gedehnt. Wir legen jetzt den Schreibstift an die Glasplatte des Myographions an, und lassen den Muskel zucken, indem wir einen Inductionsschlag durch den Muskel leiten. Der Muskel verkürzt sich und seine Hub-

höhe wird auf der berussten Glasplatte durch einen verticalen Strich aufgezeichnet. Stellen wir so eine Reihe von Versuchen mit demselben Muskel, aber verschiedenen Belastungen an, so finden wir, dass der Muskel nicht jede Last auf die gleiche Höhe zu heben im Stande ist. Bei geringen Belastungen ist die Hubhöhe gross. In dem Maasse, wie die Belastung wächst, wird die Hubhöhe geringer und zuletzt bei einer bestimmten Belastung ganz unmerklich. Fig. 18 ist die Copie einer solchen Versuchsreihe. Die unter jedem verticalen Strich stehende Zahl gibt die Grösse der Belastung in Grammen an, welche gehoben wurde: die Höhe der Striche ist das Doppelte der wahren Hubhöhe, da unser Apparat dieselben zweimal vergrössert darstellt. Zwischen je zwei

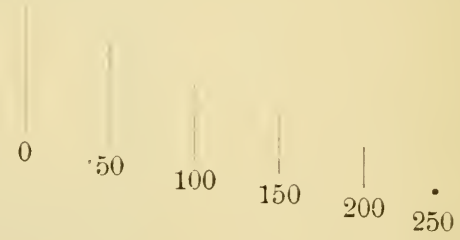


Fig. 18. Hubhöhe bei verschiedenen Belastungen.

Versuchen wurde die Glasplatte um eine kleine Strecke verschoben, damit die einzelnen Hubhöhen nebeneinander aufgezeichnet werden konnten. Die erste dieser Hubhöhen, mit 0 bezeichnet, wurde bei sehr geringer Belastung ausgeführt. Das Gewicht des Schreibhebels selbst war durch ein Gegengewicht fast vollständig äquilibrirt. Man sieht, dass hierbei die Hubhöhe am grössten ist. Die folgenden Hubhöhen beginnen alle von etwas niedrigern Punkten, weil durch die Belastungen der Muskel gedehnt wurde. Aber sie erheben sich auch um immer geringere Grössen, und zuletzt bei einer Belastung von 250 g ist die Hubhöhe Null.

Wir sehen also aus dieser Versuchsreihe, dass mit steigender Belastung die Hubhöhen immer kleiner werden.

Welche Folgerung ergibt sich daraus für die Arbeitsleistung des Muskels? Für die Belastung 0 ist die Hubhöhe gross; da aber hier nichts gehoben wurde, so ist auch die geleistete Arbeit = 0. Bei der grössten Belastung von 250 g ist die Hubhöhe 0; also wurde auch hier keine Arbeit geleistet. Nur bei den zwischenliegenden Belastungen leistete der Muskel Arbeit und zwar wuchs diese anfänglich bis zur Belastung von 150 g und nahm dann wieder ab. Berechnen wir die geleistete Arbeit für jede der aufgezeichneten Zuckungen, so erhalten wir folgende Werthe:

Belastung:	0	50	100	150	200	250 g
Hubhöhe:	14	9	7	5	2	0 mm
Geleistete Arbeit:	0	450	700	750	400	0 g mm.

Dieselbe Erfahrung würden wir mit jedem andern Muskel machen. Wir können daher ganz allgemein den Satz aufstellen, dass es für jeden Muskel eine bestimmte Belastung gebe, für welche seine Arbeitsleistung am grössten ist; für kleinere und grössere Belastungen wird die Arbeitsleistung geringer. Dasselbe gilt natürlich auch für Gruppen von Muskeln, welche bei einer Arbeitsleistung zusammenwirken, z. B. bei der Arbeitsleistung durch einen Menschen, ein Pferd u. s. w. Die Hubhöhen sind für eine und dieselbe Belastung bei verschiedenen Muskeln nicht dieselben. Vergleichen wir dünne und dicke Muskeln miteinander, so sehen wir, dass dicke Muskeln bei steigender Belastung weniger gedehnt werden, und dass die Abnahme der Hubhöhe bei steigender Belastung langsamer erfolgt; daher können dicke Muskeln viel grössere Lasten heben als dünne. Auf der andern Seite aber sehen wir, dass bei gleicher Dicke die Hubhöhe um so grösser ausfällt, je länger die Muskelfasern sind. Die Hubhöhen wachsen bei gleicher Dicke und gleicher Belastung mit der Länge der Muskelfasern. Sie nehmen ab mit steigender Belastung, und zwar schneller bei dünnen als bei dicken Muskeln.

4. Bei der Berechnung der Arbeitsleistung eines Muskels kommt nur die Hebung des Gewichts in Betracht. Zuckt der Muskel, so sinkt nach der Hebung das Gewicht wieder auf seine frühere Höhe zurück. Die bei der Zuckung geleistete Muskelarbeit geht also wieder verloren. Man kann dies verhindern, indem man das Gewicht in

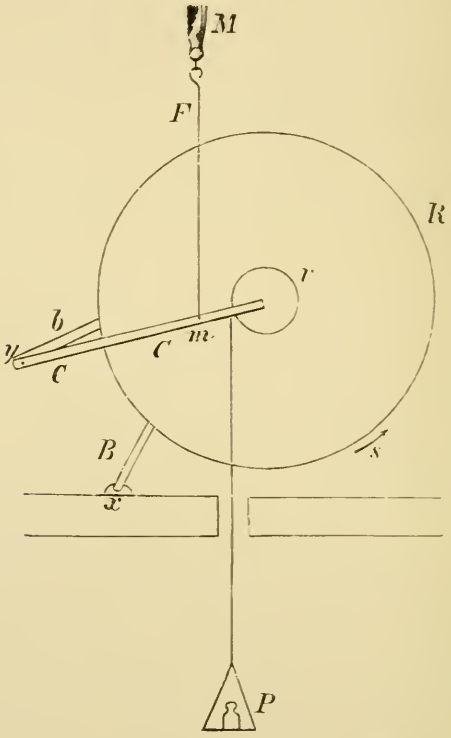


Fig. 19. Arbeitssammler von A. Fick.

der Höhe, auf welche es der Muskel gehoben hat, festhält. Das geschieht z. B. bei der Winde, mit welcher Bausteine u. dgl. in die Höhe gewunden werden. Eine ähnliche Vorrichtung hat A. Fick für die Arbeitsleistung eines einzelnen Muskels construirt. Ein mit dem Muskel verbundener leichter Hebel *cc* (Fig. 19) nimmt vermöge des Bälkchens *b* bei jeder Hebung ein Rad mit, während

er beim Wiederheruntersinken dasselbe unbewegt lässt. Die Rückwärtsdrehung des Rades wird durch das Bälkchen *B* verhindert. Um die Achse des Rades ist ein Faden geschlungen, an welcher das Gewicht hängt. Durch diese Anordnung wird bewirkt, dass der Muskel bei jeder Zuckung das Rad um eine geringe Grösse dreht und so das Gewicht langsam in die Höhe windet. Lässt man den Muskel mehrmals hintereinander zucken, so steigt das Gewicht bei jeder Zuckung etwas und man erhält zuletzt die Summe aller bei den einzelnen Zuckungen geleisteten Arbeiten. Fick hat deshalb den Apparat „Arbeitssammler" genannt. In ähnlicher Weise summiren sich die Arbeitsleistungen einzelner Muskelcontractionen bei der Haspel oder Winde. Bei dieser ist an der Achse ein Sperrrad und ein Sperrhaken angebracht, welche die Drehung in der einen Richtung gestatten, die entgegengesetzte verhindern. Die einzelnen Muskelanstrengungen, welche das Gewicht heben, können sich also summiren, ja die Arbeiter können längere Pausen eintreten lassen, ohne dass der Erfolg der einmal geleisteten Arbeit durch ein Zurücksinken des Gewichts wieder vernichtet würde.

Anders als bei der einzelnen Zuckung ist das Verhältniss beim Tetanus. Hier leistet der Muskel zunächst Arbeit, indem er das Gewicht hebt, dann aber verhindert er es durch eigene Anstrengung am Fallen. Wir können daher von der Hubhöhe noch die Traghöhe unterscheiden, d. h. diejenige Höhe, auf welcher das Gewicht dauernd gehalten wird. Bei diesem Act leistet der Muskel keine Arbeit im Sinne der Mechanik, denn Arbeit besteht nur in Hebung eines Gewichts. Wenn ich einen Stein bis zur Tischhöhe hebe, so leiste ich damit eine bestimmte Arbeit; lege ich ihn auf den Tisch, so drückt er vermöge seiner Schwere auf denselben; der Tisch verhindert ihn am Fallen, aber man kann nicht sagen, dass der Tisch dabei Arbeit leiste. Ebenso ist es mit dem Muskel. Wenn ich ein Gewicht mittels meiner Arm-

muskeln bis zur Schulterhöhe hebe und dann den Arm horizontal halte, so verhindern die Armmuskeln das Gewicht am Fallen; sie spielen dabei eine ähnliche Rolle wie der Tisch; sie leisten also keine Arbeit im Sinne der Mechanik. Nichtsdestoweniger weiss jeder, wie schwer es ist, ein Gewicht in dieser Weise längere Zeit zu halten, und wir fühlen es an der bald eintretenden Ermüdung, dass hierbei im physiologischen Sinne wol gearbeitet wird. Wir können diese Arbeitsleistung als innere Arbeit des Muskels im Gegensatz zur äussern, welche er bei Hebung von Gewichten leistet, bezeichnen.

5. Worauf beruht nun die Arbeitsleistung des Muskels überhaupt? Wir sind berechtigt anzunehmen, dass auch hier, wie in andern Fällen, die Arbeit nicht von selbst entsteht. Untersuchen wir den Muskel während des thätigen Zustandes, so finden wir, dass in ihm chemische Processe vorgehen, welche zwar im einzelnen noch nicht ganz bekannt sind, aber doch auf einer Oxydation eines Theiles der Muskelsubstanz beruhen müssen, da sie mit Wärmebildung und Entwickelung von Kohlensäure verbunden sind. In dieser Beziehung verhält sich also der Muskel ähnlich wie die in der Technik gebrauchten Kraftmaschinen, in welchen gleichfalls unter Entwickelung von Wärme und Bildung von Kohlensäure Arbeit geleistet wird. So viel ist klar: ein Theil der Stoffe, welche den Muskel zusammensetzen, wird bei der Thätigkeit oxydirt, und die durch diesen chemischen Process frei gewordene Energie ist die Quelle der geleisteten Muskelarbeit. Eine solche Wärmebildung können wir schon im Muskel bei einer einzelnen Zuckung nachweisen; beim Tetanus aber wird die Wärmebildung viel beträchtlicher. Wärme ist aber, wie wir aus der Physik wissen, nur eine andere Form von Bewegung, eine Bewegung der kleinsten Theilchen oder Molekeln der Körper. Wir können also hieraus schliessen, dass während des Tetanus die ganze durch die chemischen Processe erzeugte Kraft in Wärme um-

gesetzt wird, während bei der Hebung eines Gewichts im Beginn des Tetanus oder bei der einzelnen Zuckung ein Theil derselben in Form mechanischer Arbeitsleistung auftritt.

Es müssen aber in dem tetanisch zusammengezogenen Muskel trotz der scheinbaren äussern Ruhe im Innern noch andere Bewegungen stattfinden, als die molekularen Bewegungen der Wärme. Setzt man auf einen Muskel, z. B. des Oberarms, ein Hörrohr auf und lässt dann den Muskel sich zusammenziehen, so hört man ein tiefes summendes Geräusch. Man kann dasselbe auch sehr deutlich wahrnehmen, wenn man die äussern Gehörgänge mit Wachspfropfen verstopft und dann die Muskeln des Gesichts zusammenzieht; oder wenn man den kleinen Finger fest in den äussern Gehörgang stopft und dann die Muskeln des Arms zur Zusammenziehung bringt. Im letztern Falle leiten die Knochen des Arms den Muskelton dem Ohre zu. Dieser Muskelton beweist, dass im Innern des Muskels Schwingungen vor sich gehen müssen, so scheinbar stetig auch die äusserlich sichtbare Gestalt des zusammengezogenen Muskels sein mag. Da aber die im Innern stattfindenden Bewegungen die Masse des Muskels oder des an ihm hängenden Gewichts nicht von ihrem im Anfang des Tetanus eingenommenen Platze fortbringen, so leisten sie eben keine äussere, sondern nur innere Arbeit, und diese wird ganz in Wärmebewegung umgesetzt.*

Wir haben gefunden, dass ein scheinbar stetiger Tetanus durch einzelne schnell aufeinanderfolgende Reize hervorgebracht wird, und Helmholtz hat nachgewiessen, dass jedem dieser Reize in der That eine Schwingung entspricht; denn wenn man die Zahl der einzelnen Reize verändert, so ändert sich auch der Ton des Muskels;

* Etwas Aehnliches sehen wir an Stäben, die in longitudinale Schwingungen versetzt werden und die gleichfalls tönen, ohne dass äusserlich eine Formveränderung sichtbar wäre.

die Höhe des Muskeltons entspricht stets der Zahl der ihn treffenden Reize.

Wir können hieran gleich die Frage knüpfen, wieviel solcher einzelnen Reize nöthig sind, um den Muskel zu einer stetigen Zusammenziehung zu bringen. Mit Hülfe des eben beschriebenen Wagner'schen Hammers (Fig. 15) oder des Blitzrades (Fig. 14) sind wir im Stande die Zahl der Reize abzustufen. Bei Froschmuskeln genügen 12—18 einzelner Reize in der Secunde, um eine stetige Zusammenziehung des Muskels hervorzubringen; bei Säugethiermuskeln sind dazu mindestens 18—20 Reize in der Secunde nöthig. Auch im lebenden Körper bei der willkürlichen Zusammenziehung der Muskeln scheint die tetanische Zusammenziehung durch ebenso viel Reizungen hervorgebracht zu werden. Man hat nämlich gefunden, dass der Muskelton, welchen man bei willkürlicher Contraction der Muskeln hört, etwa die Höhe des Tons d^1 hat, was einer Schwingungszahl von 36 in der Secunde entsprechen würde. Aber Helmholtz hat es wahrscheinlich zu machen gewusst, dass dies nicht die wahre Schwingungszahl des Muskels sei, sondern dass dieser nur halb soviel Schwingungen macht. Weil aber so tiefe Töne für unser Ohr unhörbar bleiben, so hören wir statt dessen den nächsten Oberton, der doppelt so vielen Schwingungen entspricht.

6. Wir haben bisher nur die Verkürzung des Muskels betrachtet. Diese ist ja auch für die Arbeitsleistung, die im Heben von Gewichten besteht, allein maassgebend. Betrachten wir einen zusammengezogenen Muskel, so sehen wir aber, dass derselbe nicht nur kürzer, sondern auch dicker geworden ist. Es fragt sich, ob der Muskel dabei seinen Rauminhalt gänzlich unverändert erhalten hat, oder ob seine Masse dabei verdichtet worden ist. Bedenken wir, dass der Muskel aus feuchter Substanz besteht, dass ungefähr drei Viertel seines ganzen Gewichts Wasser sind, welches fast incompressibel ist, so müsste

selbst eine geringe Volumsabnahme schon die Folge eines sehr beträchtlichen Druckes sein. Dementsprechend hat man denn auch gefunden, dass eine Volumsveränderung nur dann eintritt, wenn der Muskel durch feste Einspannung seiner beiden Enden an der Verkürzung verhindert wird. Es wird dann aber ein Theil des in ihm enthaltenen Wassers durch die Poren des Sarkolemmaschlauchs nach aussen gepresst.

An platten dünnen Muskeln, welche durchsichtig genug sind, um die Fasern unter dem Mikroskop zu sehen, kann man sich davon überzeugen, dass bei der Zusammenziehung auch jede Muskelfaser kürzer und zugleich dicker wird. Hat man, um dies zu beobachten, einen Muskel auf einer Glasplatte unter das Mikroskop gebracht, so sieht man, wenn die Reizung aufhört, dass der Muskel scheinbar in der verkürzten Gestalt verbleibt. Die einzelnen Muskelfasern nehmen zwar, sobald die Reizung aufhört, ihre ursprüngliche Länge wieder an, aber sie legen sich in Zickzackform, wenn sie nicht durch eine äussere Gewalt gestreckt werden. Ich führe diese Erscheinung hier nur an, weil sie ein historisches Interesse hat. Die ersten Forscher, welche diesen Gegenstand untersuchten, Prevost und Dumas, glaubten, dass die Verkürzung des Muskels durch diese Zickzackkrümmung der Muskelfasern zu Stande komme. Sie waren mit ihren damals noch unvollkommenen Apparaten nicht im Stande, eine dauernde Reizung des Muskels zu bewirken. Es ist deshalb nicht zu verwundern, dass sie den Zustand der Erschlaffung mit dem der Zusammenziehung verwechselten.

Die mikroskopische Untersuchung der Muskelfasern hat noch zu keinem klaren Ergebniss über die während der Verkürzung eintretenden Veränderungen der kleinsten Muskelelemente geführt. Sichergestellt ist nur, dass die dunkeln (doppelbrechenden) Streifen einander näher rücken und schmaler werden, dass aber dabei keine Aenderung in ihrem optischen Verhalten eintritt.

VIERTES KAPITEL.

1. Elasticitätsänderung bei der Zusammenziehung; 2. Zeitlicher Verlauf der Zuckung, Myographion; 3. Elektrische Zeitbestimmung; 4. Anwendung derselben auf die Muskelzuckung; 5. Belastung und Ueberlastung — Muskelkraft; 6. Bestimmung der Muskelkraft beim Menschen; 7. Isotonische und isometrische Zuckung; 8. Abnahme der Energie während der Verkürzung.

1. Wir kommen nun zu einer der merkwürdigsten Thatsachen in dem Gebiete der allgemeinen Muskelphysiologie, nämlich zu der Veränderung der Elasticität des Muskels während der Zusammenziehung. Schon E. Weber, welcher die Erscheinungen der Muskelzusammenziehung zuerst eingehender untersuchte, hat nachgewiesen, dass der thätige Muskel durch dasselbe Gewicht stärker gedehnt wird als der unthätige. Es ist dies um so auffälliger, als der Muskel ja während der Thätigkeit kürzer und dicker wird, also infolge dessen weniger gedehnt werden sollte. Wenn dennoch ein thätiger Muskel durch ein und dasselbe Gewicht mehr gedehnt wird als ein unthätiger, so kann dies nur in einer Veränderung seiner Elasticität begründet sein. Auf welche Weise diese zu Stande kommt, ist schwer zu sagen. Wir können aber die Erscheinungen der Zusammenziehung auf die Weise darstellen, dass wir sagen, der Muskel habe zwei natürliche Formen; die eine, welche ihm im ruhenden Zustande zukommt, die andere, welche ihm während der Thätigkeit angehört. Wenn der ruhende Muskel durch Reizung in den thätigen Zustand übergeführt wird, so befindet er sich in einer Form, die nicht mehr seine natürliche ist; er strebt dieser letztern zu und verkürzt sich, bis er seine neue, ihm jetzt natürliche Form angenommen hat. Ist der Muskel durch ein Gewicht ge-

dehnt, und wird er dann gereizt, so zieht er sich gleichfalls zusammen, aber nur bis zu der Länge, welche der Dehnung, die seiner neuen Form zukommt, durch das an ihm hängende Gewicht entspricht. Stellen wir uns vor, AB (Fig. 20) wäre die Länge des ruhenden unbelasteten Muskels, Ab die Länge des thätigen und unbelasteten Muskels, so wird der Muskel, wenn er im unbelasteten Zustande gereizt wird, sich um die Grösse $AB - Ab = bB$ verkürzen; bB ist also die Hubhöhe des unbelasteten Muskels. Ist der Muskel mit einem Ge-

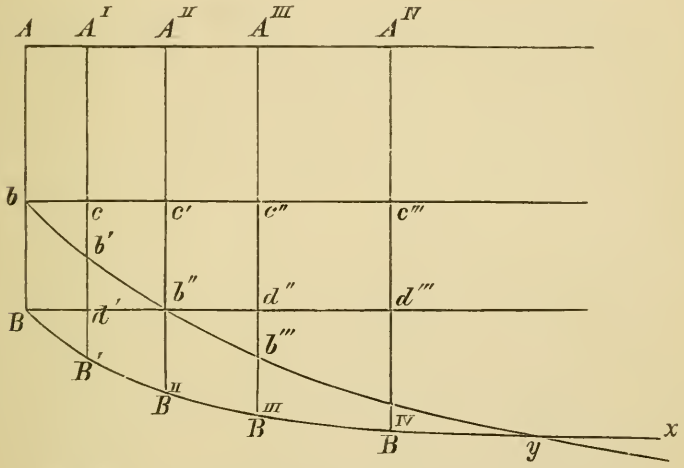


Fig. 20. Elasticitätsänderung bei der Zusammenziehung.

wicht p belastet, so wird er im unthätigen Zustande um eine bestimmte Grösse $B'd'$ gedehnt, sodass seine Länge $AB + B'd' = A'B'$ ist. Reizen wir ihn jetzt, so zieht er sich zusammen und nimmt eine Länge an, welche gleich $Ab + cb' = A'b'$ sein muss, worin Ab die natürliche Länge des thätigen Muskels ohne Belastung und cb' die Dehnung ist, welche der thätige Muskel durch dasselbe Gewicht p erfährt. $A'B' - A'b' = b'B'$ ist also die Hubhöhe des Muskels bei der Belastung p. Nun wissen wir aus frühern Versuchen, dass die Hubhöhe mit steigender Belastung abnimmt. Die Hubhöhe bB

bei der Belastung 0 ist also grösser als die Hubhöhe $b' B'$ bei der Belastung p. Daraus folgt aber, dass die Dehnung $c b'$ grösser sein muss als die Dehnung $d' B'$, oder mit andern Worten: dasselbe Gewicht p dehnt den thätigen Muskel stärker als den unthätigen. Entwerfen wir nach diesem Princip die Dehnungscurven für den thätigen wie für den unthätigen Muskel, so bekommen wir für den erstern die Curve $b b' y$, für den zweiten die Curve $B B' x$, welche sich allmählich immer mehr und mehr nähern und endlich im Punkte y schneiden. Dieser Punkt y, welcher der Belastung P entspricht, zeigt uns, dass bei dieser Belastung die Länge des thätigen und des unthätigen Muskels gleich sind. Wenn wir daher bei der Belastung P den Muskel reizen, so bekommen wir eine Hubhöhe = Null. Der Muskel ist nicht im Stande dieses Gewicht zu heben, eine Thatsache, welche wir in unsern frühern Versuchen schon wahrgenommen haben.*

Noch ein anderer Punkt von grossem Interesse ergibt sich aus der Betrachtung der Dehnungscurven. Bei einer gewissen Belastung k ist die Dehnung des thätigen Muskels gleich $c' b''$, d. h. der thätige Muskel hat bei dieser Belastung dieselbe Länge, wie der unthätige Muskel bei der Belastung Null. Um die Belastung k zu finden, bei welcher dieser Fall eintritt, können wir folgendes Verfahren einschlagen. Wir unterstützen den mit dem Muskel verbundenen Hebel, sodass er durch angehängte Gewichte nicht gedehnt werden kann, und suchen dasjenige Gewicht, welches der Muskel, wenn er gereizt wird, eben gerade nicht mehr zu heben vermag. Dieses Gewicht ist offenbar auch ein Ausdruck für die Grösse der Energie, mit welcher der Muskel aus seinem natürlichen Zustande in die Verkürzung überzugehen strebt. Wir nennen sie die Kraft des Muskels. Einen Apparat, mit welchem

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 1.

man dieselbe genau bestimmen kann, werden wir später kennen lernen.

2. Was bisher über Hubhöhe und die davon abhängige Arbeitsleistung sowie über die Veränderung der Elasticität gesagt wurde, gilt ebenso für die einzelne Zuckung wie für den Tetanus. Die Gestaltveränderung lässt sich bei der Zuckung schwer beobachten wegen der ausserordentlich kurzen Zeit, welche sie dauert. Doch ist es gelungen, auch hierüber genaue Ermittelungen zu machen, besonders seitdem Helmholtz im Jahre 1852 zuerst den Gegenstand in Angriff nahm.

Die experimentelle Forschung besitzt verschiedene Methoden, um sehr kleine Zeiträume mit Genauigkeit zu messen und Vorgänge, welche innerhalb kürzester Zeit verlaufen, zu studiren. Man hat die Geschwindigkeit einer Kanonenkugel in den einzelnen Theilen ihrer Bahn von dem Augenblick, wo sie den Lauf verlässt, bis zur Ankunft an ihrem Ziele gemessen, ebenso die Zeit, welche zur Explosion des Schiesspulvers erforderlich ist. Nur die Dauer des elektrischen Funkens ist bisjetzt unmessbar gewesen. Man kann sie deshalb als wirklich momentan ansehen, oder wenigstens als kleiner als jede messbare Grösse. Sie wird auf weniger als $^1/_{24000}$ Secunde geschätzt.

Die Mittel zur Messung sehr kleiner Zeiten, deren man sich vorzugsweise bedient, sind die Aufzeichnung des zu messenden Vorganges auf einer schnell bewegten Fläche, oder die Ablenkung eines Magneten durch einen kurzdauernden Strom. Jede dieser Methoden ist auch für den Muskel angewendet worden.

Denken wir uns eine ebene Fläche, z. B. eine Glasplatte mit grosser Geschwindigkeit in ihrer eigenen Ebene verschoben, so wird ein ruhender, senkrecht auf die Glasplatte gerichteter Stift eine gerade Linie auf der Platte verzeichnen. Ist die Platte berusst, so wird die Linie hell auf dunkelm Grunde erscheinen. Wäre der Stift

mit einer Feder verbunden, die wie eine Stimmgabel auf- und niederschwingt, so würde bei der Bewegung der Platte der Stift keine gerade, sondern eine Wellenlinie aufzeichnen. Da man die Zahl der Schwingungen aus dem Tone, welchen die schwingende Feder hören lässt, bestimmen kann, so weiss man, dass die Entfernung je zweier Wellenberge der gezeichneten Wellenlinie einem bestimmten Zeitabschnitt entspricht. Angenommen, unsere Feder mache 250 Schwingungen in der Secunde, so hat sich offenbar die Platte um den Betrag des Abstandes je zweier Wellenberge in $^1/_{250}$ Secunde fortbewegt. Lassen wir auf derselben Platte eine Muskelzuckung aufzeichnen, so können wir aus dem Abstand der einzelnen Theile dieser Zeichnung, verglichen mit den Wellen, welche die schwingende Feder gezeichnet hat, den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung genau bestimmen. Auf diesem Princip beruht das Myographion von Helmholtz. Dasselbe hat in seiner ursprünglichen Form und in mannigfaltigen Abänderungen bei zahlreichen Untersuchungen im Gebiete der Muskel- und Nervenphysiologie wichtige Dienste geleistet. Fig. 21 stellt es in der Form dar, welche ihm Du Bois-Reymond hat geben lassen. Das in dem Kasten *c* eingeschlossene Uhrwerk setzt den Cylinder *A* in rotirende Bewegung. Diese Bewegung ist eine beschleunigte, d. h. die Geschwindigkeit ist anfangs gering, nimmt aber fortwährend zu. Auf der Achse des Cylinders ist eine schwere Scheibe *B* befestigt; sie trägt an ihrer untern Fläche vertical stehende Flügel, welche in Oel tauchen, das in dem cylindrischen Gefäss *B'* enthalten ist. Der Widerstand, welchen die in dem Oel sich bewegenden Flügel finden, sowie die Trägheit der schweren Platte *B* bewirken, dass die Drehgeschwindigkeit des Cylinders *A* nur sehr langsam anwächst. Ist eine passende Geschwindigkeit erreicht, so wird der Muskel gereizt, hebt bei seiner Verkürzung den Hebel *c*, und die an diesem befestigte Spitze *e* zeichnet auf dem Cylinder eine Curve.

Um den Versuch auszuführen, befestigt man den Muskel

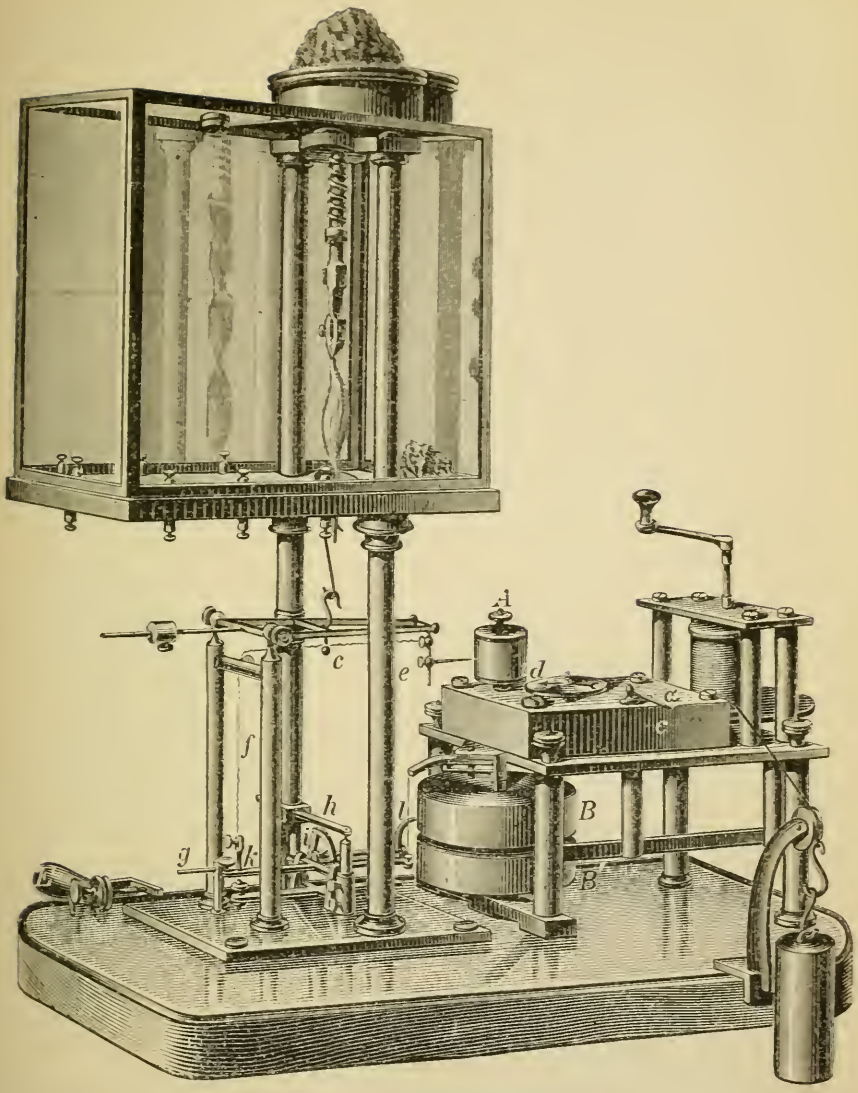


Fig. 21. Myographion von Helmholtz.
(¼ nat. Grösse.)

an einer Klemme innerhalb des Glaskastens, welcher ihn vor Vertrocknung schützt, verbindet ihn mit dem Hebel *c*, überzieht den Cylinder *A* mit einer Russschicht, be-

festigt ihn fest auf seiner Achse und legt mit Hülfe des Fadens *f* die Zeichenspitze gegen den Cylinder. Indem man diesen langsam mit der Hand umdreht, zeichnet die Spitze auf dem Cylinder eine wagerechte Linie, welche die natürliche Länge des ruhenden Muskels angibt. Die Scheibe *B* trägt an ihrem Umfang einen Vorsprung (eine sogenannte „Nase"). Bei einer bestimmten Stellung der Scheibe und des mit ihr fest verbundenen Cylinders berührt die Nase den bajonnetförmig gekrümmten Winkelhebel *l*. Wird dieser beiseitegedreht, so hebt er mittels des Bogenstücks *i* den Hebel *h* und bewirkt dadurch, dass zwischen diesem Hebel und der davorstehenden kleinen Säule ein Stromcontact unterbrochen wird. Der Strom einer elektrischen Kette ist durch diesen Contact und zugleich durch die primäre Rolle eines Inductoriums geleitet. Die secundäre Rolle ist mit dem Muskel verbunden. Dreht man also den Hebel *l* beiseite, so wird der Muskel gereizt. Er zuckt und hebt den Zeichenstift, welcher auf dem Cylinder *A* einen verticalen Strich zeichnet, dessen Höhe der Hubhöhe des Muskels entspricht. Durch einen Fingerdruck auf *g* kann man das bajonnetförmige Ende *l* etwas heben und zugleich die Zeichenspitze *e* von der Oberfläche des Cylinders entfernen. Lässt man jetzt die Drehungen des Cylinders beginnen, so geht die Nase frei unter *l* weg, der Muskel bleibt also ungereizt. Sobald der Cylinder die gewünschte Geschwindigkeit erlangt hat, hebt man den Finger von *g* ab. *l* senkt sich, wird bald darauf von der „Nase" gefasst und beiseitegeschoben, der Muskel wird gereizt und zuckt. Zugleich aber hat sich auch die Zeichenspitze an den Cylinder angelegt; somit wird die Zuckung auf den Cylinder während seiner Rotation aufgezeichnet.

Da der Apparat die Reizung des Muskels selbst bewirkt, so hat diese bei einer bestimmten Stellung des rotirenden Cylinders stattgefunden, nämlich bei der, in welcher die „Nase" das Hebelende *l* eben berührt hat. Diese Stellung ist dieselbe, in welcher wir zuerst bei still-

stehendem Cylinder den Muskel einmal zucken liessen. Die damals gezeichnete verticale Linie gibt also genau die Stellung des Cylinders an, bei welcher die Reizung erfolgt. Wo diese verticale Linie von der zuerst gezeichneten horizontalen abgeht, da befand sich der Zeichenstift in dem Zeitpunkt, in welchem die Reizung des Muskels erfolgte. Von diesem Punkte aus müssen wir die Abstände messen, aus denen die Zeiten zu berechnen sind.

Um diese Berechnung auszuführen, ist es nöthig, die Umdrehungsgeschwindigkeit des Cylinders genau zu kennen, da eine gleichzeitige Aufzeichnung von Stimmgabelschwingungen bei diesem Apparate nicht erfolgt. Wie wir schon gesehen haben, ist die Umdrehung des Cylinders keine gleichförmige. Aber die Beschleunigung ist wegen der Schwere der Scheibe *B* und der Hemmung im Oel eine sehr geringe, und bei einer bestimmten Geschwindigkeit ist der Widerstand im Oel ein so grosser, dass keine Beschleunigung mehr stattfindet, sondern die Geschwindigkeit constant wird. Mittels des Zählwerks *d* kann man diese Geschwindigkeit vorher bestimmen. Durch passende Einstellung des Oelbehälters kann man den Apparat so einrichten, dass der Cylinder in einer Secunde gerade eine Umdrehung macht.

Ist dies erreicht, so brauchen wir nur den Umfang des Cylinders zu kennen, um das, was auf dem Cylinder gezeichnet ist, in Zeitwerthe umzurechnen. Um die Messung der einzelnen Curventheile bequem ausführen zu können, nehmen wir den Cylinder vorsichtig von seiner Achse ab, spannen ihn in eine passende Gabel (dieselbe ist in unserer Fig. 20 links unten zu sehen und mit *E* bezeichnet) und rollen ihn über ein Stück angefeuchtetes Gelatinepapier. Die ganze Russschicht haftet an der klebrigen Gelatine. Befestigt man dieselbe mit der berussten Seite auf weissem Papier, so sieht man die gezeichnete Curve weiss auf schwarzem Grunde und kann sie bequem ausmessen.

Unsere Fig. 22 ist die Copie einer so von dem Wadenmuskel eines Frosches gezeichneten Curve. Der Punkt, bei welchem die Reizung stattfand, ist mit *z* bezeichnet. Was uns sofort auffällt, ist, dass die Erhebung des Zeichenstiftes nicht im Punkte *z*, sondern erst in einer gewissen Entfernung davon, bei *a* beginnt. Hieraus müssen wir schliessen, dass der Beginn der Muskelverkürzung nicht im Moment der Reizung stattfand; denn der Myographioncylinder hatte offenbar Zeit sich um die Grösse *za* zu drehen, ehe durch die Verkürzung des Muskels der Zeichenstift gehoben wurde. Es vergeht also eine gewisse Zeit, ehe die durch Reizung bewirkte Veränderung in dem Muskel zu einer merklichen Verkürzung führt. Das kann daran liegen, dass der Muskel,

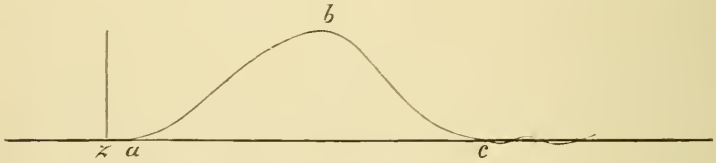


Fig. 22. Zuckungscurve eines Muskels.

um die Verkürzung aufzuzeichnen, die Masse des an ihm hängenden Hebels in Bewegung setzen muss, welcher doch eine gewisse Trägheit besitzt. Aber selbst, wenn man diesen Fehler möglichst vermeidet, verfliesst immer noch einige Zeit nach der Reizung, ehe die Zuckung beginnt. Man nennt diese Zeit das Stadium der latenten Reizung: denn die Reizung ist während dieser Zeit in dem Muskel noch nicht zur Wirksamkeit gekommen. Sie beträgt in der Regel nahezu $^1/_{100}$ Secunde, kann aber bis auf 0,004 Secunde heruntergehen. Von dem Punkte *a* an sehen wir den Muskel sich verkürzen, was durch die Erhebung des Zeichenstiftes vom Punkte *a* bis zum Punkte *b*, dem Gipfel der gezeichneten Curve, angezeigt wird; von da ab verlängert sich der Muskel wieder, bis er im Punkte *c* seine ursprüngliche Länge

wieder erreicht. Zuletzt sieht man noch einige Nachschwingungen, als Folgen der Dehnung des elastischen Muskels durch das fallende Gewicht. Die Zeit, welche vom Beginn der Verkürzung bis zum Maximum derselben verstreicht, heisst das Stadium der steigenden Energie; die Zeit von dem Maximum bis zur Wiederausdehnung des Muskels das der sinkenden Energie. Die ganze Dauer der Muskelzuckung von dem Beginn der Verkürzung bei *a* bis zur vollständigen Wiederausdehnung bei *c* beträgt etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_6$ Secunde.

3. Um zu verstehen, wie man mit Hülfe elektrischer Ströme die Dauer der Stadien messen kann, aus denen sich die Muskelzuckung zusammensetzt, denken wir uns, ein schweres Pendel würde von einem plötzlichen Stoss getroffen. Das Pendel wird dann aus seiner verticalen Ruhelage abgelenkt und der Winkel, um den es abgelenkt wird, hängt ab von der Stärke des Stosses, welcher auf das Pendel wirkte. Solche schwere Pendel, ballistische Pendel genannt, werden zur Messung der Geschwindigkeit von Geschossen benutzt. Auch eine Magnetnadel, welche an einem Faden aufgehängt, in der Richtung von Norden nach Süden sich einstellt, können wir als ein Pendel betrachten, bei welchem statt der Schwerkraft die magnetische Richtkraft der Erde die Einstellung in eine bestimmte Lage verursacht. Leitet man an einer solchen Magnetnadel einen dauernden elektrischen Strom parallel zu der Nadel vorüber, so wird dieselbe abgelenkt und stellt sich in einem Winkel zum Strom ein, dessen Grösse von der Stärke des Stromes abhängt. Die Magnetnadel nimmt eine neue Stellung ein, bei welcher die ablenkende Kraft des Stromes und die Richtkraft des Erdmagnetismus einander im Gleichgewicht halten. Wenn aber der Strom nicht dauernd einwirkt, sondern nur für kurze Zeit, so bekommt die Magnetnadel nur einen kurzdauernden Stoss, sie macht eine Schwingung und kehrt dann in ihre Ruhelage zurück. Die Grösse

des Ausschlags ist in diesem Falle der Stärke des Stromes und seiner Dauer proportional. Wenn also die Stärke des Stromes bekannt ist und constant bleibt, so kann man aus der Grösse des Ausschlags die Zeit, welche derselbe gedauert hat, bestimmen. In der Regel werden diese Ausschläge sehr klein sein. Um sie dennoch mit Sicherheit zu messen, bedient man sich eines Verfahrens, welches zuerst von dem berühmten Mathematiker Gauss angewandt worden ist. Man verbindet mit dem Magneten *m* einen kleinen Spiegel *o* und beobachtet mittels eines Fernrohrs das Bild einer Scala *ss* in diesem Spiegel. Wenn die Scala bei der Ruhelage des Magneten dem Spiegel parallel aufgestellt ist und das Fernrohr senkrecht auf die Richtung des Spiegels und der Scala gerichtet wird, so sieht man in dem Spiegel den Punkt *a* der Scala, welcher genau über der Achse des Fernrohrs liegt, gespiegelt. Dreht sich der Magnet und mit ihm der Spiegel, so wird ein anderer Punkt *c* der feststehenden Scala sein Spiegelbild in das Fernrohr werfen, und ein Beobachter, welcher durch das Fernrohr nach dem Spiegel blickt, wird scheinbar die Scala sich verschieben sehen, um so mehr, je grösser die Ablenkung des Magneten war. Aus dem Grade dieser Verschiebung kann man also den Winkel, um welchen der Magnet sich gedreht hat, berechnen.

Fig. 23. Messung kleiner Winkeldrehungen mit Spiegel und Fernrohr.

4. Um diese Methode, durch welche die Dauer elektrischer Ströme mit der grössten Schärfe gemessen werden kann, auf unsere Aufgabe anzuwenden, ist es nöthig,

eine Einrichtung zu treffen, durch welche ein constanter elektrischer Strom geschlossen wird in dem Moment, in welchem die Muskelreizung erfolgt, und wieder unterbrochen wird, wenn der Muskel seine Zuckung beginnt.

Auch diese Untersuchung ist zuerst von Helmholtz ausgeführt worden. Der dazu angewandte Apparat in der abgeänderten Form, welche ihm Du Bois-Reymond gegeben hat, ist in Fig. 24 (S. 58) dargestellt. Auf einer festen Platte erhebt sich eine Säule, an welcher eine starke Klemme zum Einspannen des einen Muskelendes verschiebbar angebracht ist. Mit dem untern Muskelende ist durch ein isolirendes Zwischenstück ih ein Hebel verbunden, welcher um die horizontale Achse aa' drehbar ist. An dem Hebel ist eine kurze Stange befestigt, welche frei durch ein Loch in der Platte geht und unten eine Wagschale zur Belastung des Muskels trägt. Der Hebel hat an seinem Ende zwei Schrauben p und q, von denen die erstere unten in eine stumpfe Platinspitze endigt und mit dieser auf einer Platinplatte aufruht, während letztere in eine amalgamirte Kupferspitze ausläuft und mit dieser in ein Quecksilbernäpfchen eintaucht. Platinplatte und Quecksilbernäpfchen sind von der Tischplatte und voneinander isolirt, und letzteres mit der Klemme k, erstere mit der Klemme k' in leitende Verbindung gebracht.

Verbindet man k und k' mit den Polen eines galvanischen Elements, so geht der Strom, welcher auf die Magnetnadel einwirken soll, so lange durch das Quecksilbernäpfchen, das zwischen p und q enthaltene Hebelstück, die Platinplatte u. s. w., als der Muskel sich nicht zusammenzieht. Sobald aber der Muskel sich verkürzt, unterbricht er den Strom zwischen p und der Platinplatte. Trifft man eine solche Anordnung, dass der Strom in dem Augenblick geschlossen wird, wo irgendein Reiz auf den Muskel wirkt, so wird dieser Strom so lange circuliren, bis der Muskel durch seine Verkürzung den Strom wieder unterbricht. Diese Zeit kann man nach der im vorigen Paragraphen

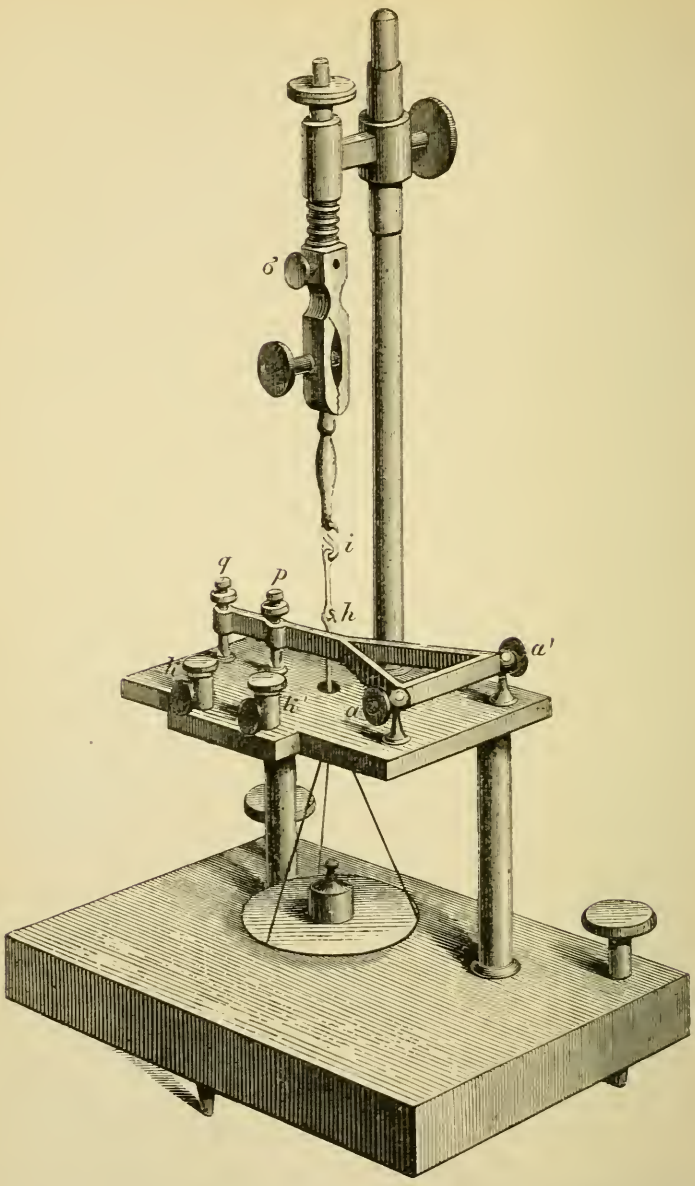


Fig. 24. Apparat zur Zeitmessung bei der Muskelzusammenziehung.

angegebenen Methode messen: man bestimmt also genau die Zeit, welche verfliesst von dem Augenblick, wo der Reiz den Muskel trifft, bis zu demjenigen, wo die Verkürzung beginnt.

Noch ein Umstand ist jedoch zu berücksichtigen, um wirkliche Messungen möglich zu machen. Wenn der Muskel gereizt wird, so verkürzt er sich. Aber diese Verkürzung dauert nur wenige Bruchtheile einer Secunde; dann nimmt der Muskel seine frühere Länge wieder an. Bei dem eben geschilderten Versuche würde also der durch die Muskelverkürzung unterbrochene Strom bald

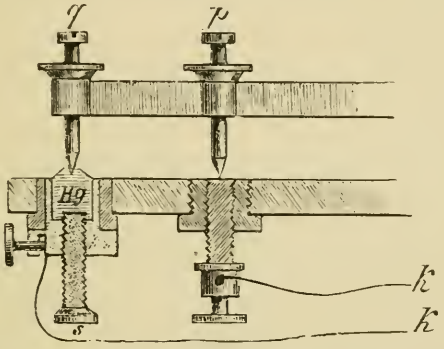


Fig. 25. Ende des Hebels des zeitmessenden Apparats mit dem Quecksilbernäpfchen.

wieder geschlossen werden; der Magnet würde eine neue Ablenkung erfahren, noch ehe die erste Schwingung vollendet wäre. Um dies zu vermeiden, hat Helmholtz einen Kunstgriff angewandt, dessen Sinn aus Fig. 25 ersichtlich wird. Diese Figur stellt, wie man sieht, das Ende des Hebels aus dem vorherbeschriebenen Apparat mit den beiden Schrauben p und q, der Platinplatte und dem Quecksilbernäpfchen dar: k sind Drähte zur Verbindung der letztern mit den Klemmen. Das Quecksilber im Näpfchen Hg kann mittels der Schraube s gehoben und gesenkt werden. Hebt man das Niveau des Quecksilbers, sodass die Spitze q in das Quecksilber eintaucht, und senkt es dann wieder, so bleibt dasselbe vermöge der

Adhäsion an der amalgamirten Spitze hängen und zieht sich zu einem dünnen Faden aus, durch welchen die Leitung des Stromes vermittelt wird. Verkürzt sich dann der Muskel, so wird der Quecksilberfaden zerrissen, das Quecksilber nimmt wieder seine gewöhnliche convexe Oberfläche an, und wenn bei der Verlängerung des Muskels der Hebel wieder sinkt, so berührt zwar die Spitze p wieder die Platinplatte, die Spitze q aber bleibt durch eine Luftschicht vom Quecksilber getrennt: der Strom bleibt dauernd unterbrochen.

Es bleibt uns jetzt noch zu erörtern, auf welche Weise die Reizung des Muskels und die Schliessung des zeitmessenden Stromes genau in dem Moment der Reizung bewerkstelligt wird. Es wird dies aus der Betrachtung der Fig. 26 klar werden, in welcher die Anordnung des ganzen Versuchs schematisch dargestellt ist. Man sieht hier den Muskel und den in Fig. 24 dargestellten Apparat nochmals angedeutet. Der Muskel ist mit der secundären Rolle des Inductoriums J' verbunden. In der primären Rolle J kreist ein Strom, welcher von der Kette K geliefert wird. Dieser Strom geht durch die Platinplatte a und die Platinspitze a'.

a' ist auf einem Hebel von hartem Holz $a'b'$ befestigt, und wird durch eine Feder gegen die Platinplatte a angedrückt. Am andern Ende dieses Hebels befindet sich die Platinplatte b', welche mit dem Element B verbunden ist. Der andere Pol des Elements steht mit dem Galvanometer g und dieses mit dem Quecksilbernäpfchen des in Fig. 24 dargestellten Apparats in Verbindung. Ueber der Platinplatte b', aber ohne sie zu berühren, steht die Platinspitze b, welche durch die leitende Substanz des Schlüssels s und den Draht p' mit der Platinplatte desselben Apparats verbunden ist. Drückt man den Schlüssel s vermöge des Handgriffs nieder, so kommt die Platinspitze b mit der Platinplatte b' in Berührung, der zeitmessende Strom wird geschlossen. Zugleich aber wird das Ende a' des Hebels $a'b'$ gehoben, und der Strom

der Kette K unterbrochen. Diese Unterbrechung erzeugt in der Rolle J' einen Inductionsstrom, welcher den Muskel reizt. Hierdurch ist also bewirkt, dass die Reizung ge-

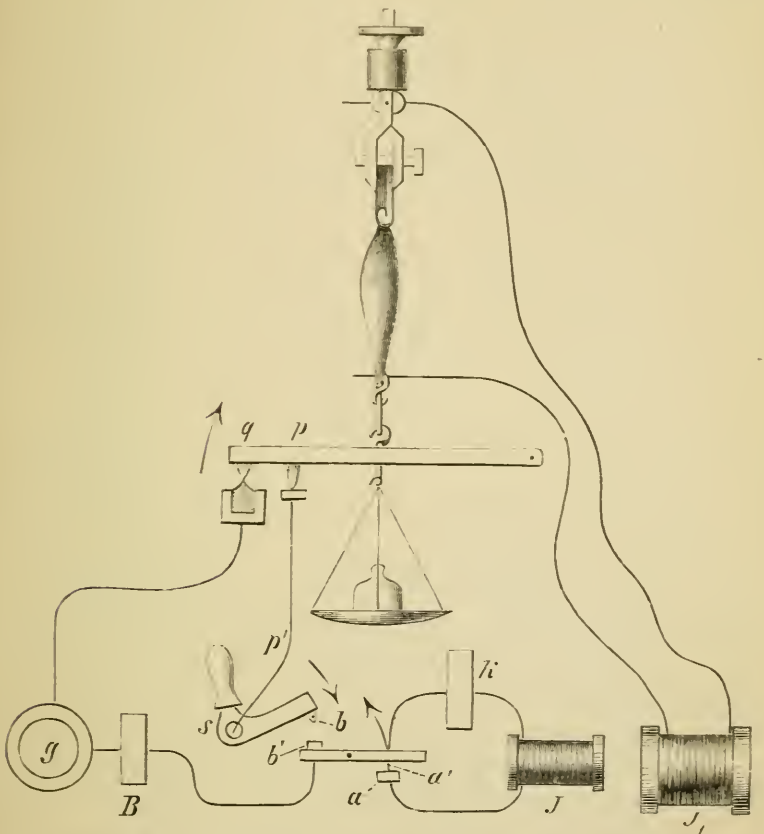


Fig. 26. Anordnung des Versuchs zur elektrischen Zeitmessung.

nau in dem Moment erfolgt, in welchem der zeitmessende Strom geschlossen wird.

5. Sobald der Muskel sich zusammenzieht, unterbricht er den zeitmessenden Strom. Dieser dauert also genau vom Moment der Reizung bis zum Beginn der Zuckung. Wir

messen hiermit dasjenige, was wir früher das Stadium der latenten Reizung genannt haben. Sobald dieses vorüber ist und die Verkürzung des Muskels beginnt, wird der zeitmessende Strom unterbrochen. Wenn wir auf die Wagschale unsers Apparats (Fig. 24) Gewichte legen, so können diese den Muskel nicht dehnen, da der mit dem Muskel verbundene Hebel auf der unter ihm befindlichen Platte aufruht und durch dieselbe gestützt wird. Sie vermehren aber den Druck, mit welchem die Platinspitze *p* gegen die unter ihr befindliche Platinplatte angedrückt wird. Soll der Muskel nach der Reizung sich zusammenziehen, so muss sein Contractionsbestreben grösser sein als dieser Druck oder als der Zug, welcher durch das Gewicht von unten her auf den Hebel wirkt. Indem der Muskel den Hebel nach oben zu ziehen versucht, das Gewicht dagegen ihn nach unten zieht, erlangt diejenige Kraft die Oberhand, welche grösser ist. Wir finden jetzt, dass die Ausschläge der Magnetnadel grösser werden und zwar um so mehr, je grösser die aufgelegten Gewichte sind. Hieraus geht hervor, dass der Muskel die Kraft, mit welcher er sich zu verkürzen strebt, nicht plötzlich erlangt, sondern allmählich. In dem Augenblicke, wo diese Contractionskraft um ein Geringes grösser ist als die Schwere des aufgesetzten Gewichts, vermag er den Hebel zu heben und damit den zeitmessenden Strom zu unterbrechen. Indem wir in einer Reihe aufeinanderfolgender Versuche immer schwerere Gewichte auf die Wagschale unsers Apparats setzen, und die dabei erfolgenden Ausschläge der Magnetnadel messen, bestimmen wir die Zeiten, in welchen der Muskel die den Gewichten entsprechenden Werthe seines Contractionsbestrebens erlangt. Wir wollen diese Werthe die Energien des Muskels nennen. Solange der Muskel sich gar nicht zusammenzieht, also während der ganzen Dauer der latenten Reizung, bleibt seine Energie = 0. Aus den Zeiten, welche wir bei steigenden Gewichten erhalten, ergibt sich, dass die Energie zuerst schnell,

dann langsamer ansteigt, sodass sie etwa nach $^1/_{10}$ Secunde ihr Maximum erreicht hat. Ist dieses erreicht, so kann der Muskel sich nicht weiter zusammenziehen. Die Energie nimmt wieder ab und verschwindet zuletzt, sodass der Muskel wieder in seinen natürlichen Zustand zurückkehrt.

In den eben beschriebenen Versuchen haben wir Gewichte mit dem Muskel in Verbindung gebracht, welche derselbe zu heben gezwungen war, sobald er sich verkürzen wollte. Aber diese Gewichte wirkten nicht auf ihn, solange er in Ruhe verharrte. Er war daher nicht in dem Sinne belastet, wie wir dies früher beschrieben haben. Nur das Gewicht des Hebels allein wirkte als Belastung im gewöhnlichen Sinne, da der Muskel durch dessen, freilich nicht grosses Gewicht schon gedehnt war, als wir durch Einstellung mittels der obern Schraube die Platinspitze des Hebels bis zur Berührung mit der Platte des Apparats brachten. Wir können die Belastung auch grösser wählen, wenn wir auf die Wagschale ein Gewicht setzen und dann den Muskel mittels der Schraube heben, solange bis die Platinspitze *p* die Platinplatte eben noch berührt. Wenn wir aber nach dieser Einstellung Gewichte auf die Wagschale legen, so wirken diese nicht auf den Muskel, solange derselbe in Ruhe verharrt. Erst wenn der Muskel sich contrahirt, muss er beide Gewichte heben. Um die erst bei der Contraction in Wirksamkeit kommenden Gewichte von der eigentlichen Belastung zu unterscheiden, hat man sie Ueberlastung genannt. Kehren wir zu unserer ersten Versuchsanordnung zurück, wo die Belastung = 0 oder doch wenigstens sehr gering war. Wenn wir jetzt allmählich immer grössere Ueberlastungen anbringen, so wird offenbar ein Punkt kommen, bei welchem der Muskel dieselbe nicht mehr zu heben vermag. Wir können diesen Punkt sehr genau bestimmen, wenn wir an Stelle des Galvanometers *g* (Fig. 26) ein elektromagnetisches Glockensignal einschalten. Der elektrische Strom geht dann durch die

Platinspitze, das entsprechende Hebelstück, das Quecksilbernäpfchen, die Windungen des Elektromagneten; dieser wird magnetisch und zieht einen Anker an. Sobald der Strom durch eine Verkürzung des Muskels unterbrochen wird, lässt der Elektromagnet seinen Anker los, dieser schlägt gegen eine Glocke und zeigt durch dieses Signal an, dass der Muskel sich verkürzt hat. Wir sind so im Stande, selbst ausserordentlich geringe Verkürzungen des Muskels noch sicher zu erkennen. Wenn wir die Gewichte, die als Ueberlastungen wirken und dem Contractionsbestreben des Muskels entgegenwirken, nach und nach vergrössern, so kommen wir an eine Grenze, wo trotz der Reizung des Muskels der Strom im Elektromagneten nicht mehr unterbrochen wird. Der Muskel ist zwar gereizt worden, und es hat sich in ihm ein Contractionsbestreben entwickelt; dieses war aber nicht gross genug, die Schwere des Gewichts zu überwinden, und darum blieb der Muskel unverkürzt. Auf diese Weise lernen wir die Grenze kennen, bis zu welcher das Contractionsbestreben des Muskels oder seine Energie, wie wir es genannt haben, anzuwachsen vermag. Diese äusserste Grenze der Energie ist offenbar dieselbe Grösse, welche wir schon oben in §. 1 bei Erörterung der Elasticitätsänderung des Muskels bei der Zusammenziehung kennen gelernt und Kraft des Muskels genannt haben. Ein jeder Muskel hat eine bestimmte Kraft, welche von seinem Ernährungszustande abhängt. Vergleicht man aber Muskeln desselben Thieres miteinander, so zeigt sich ausserdem, dass die Kraft ganz unabhängig ist von der Länge der Muskelfasern, dagegen abhängt von der Zahl der Muskelfasern oder dem Querschnitte des Muskels. Sie wächst in geradem Verhältniss mit dem Querschnitt des Muskels, sodass also ein Muskel von doppelter Dicke auch die doppelte Kraft hat. Man pflegt deswegen die Kraft, indem man sie mit dem Querschnitt des Muskels dividirt, auf die Einheit des Querschnitts zurückzuführen; d. h. man berechnet die Kraft, die ein Muskel von einem

Quadratcentimeter Querschnitt haben würde.* Für tetanisirte Froschmuskeln ist die Kraft für einen Quadratcentimeter Querschnitt gleich 2,8 bis 3 kg gefunden worden, d. h. ein Muskel von einem Quadratcentimeter Querschnitt kann ein Maximum von Contractionsbestreben erlangen, welches zu verhindern ein Gewicht von nahezu 3 kg erfordert. Diesen auf die Querschnittseinheit reducirten Werth der Kraft bezeichnet man als absolute Kraft des Muskels.

6. Man hat auch beim Menschen die absolute Muskelkraft zu bestimmen gesucht. Zuerst hat dies Eduard Weber durch ein sinnreiches Verfahren gethan. Er wählte dazu die Wadenmuskeln. Zieht man diese zusammen, während man aufrecht steht, so hebt man die Fersen vom Boden und damit den ganzen Körper. Die Turner nennen das „Wippen". Die Kraft der gesammten Wadenmuskeln beider Beine ist also grösser als das Körpergewicht. Beschwert man den Körper mit Gewichten, so wird man zu einer Grenze kommen, wo man nicht mehr wippen kann. Die Summe des Körpergewichts und der zugefügten Gewichte misst dann die Kraft der Wadenmuskeln; doch muss man bei der Berechnung darauf Rücksicht nehmen, dass die Kraft und die Last nicht an demselben Hebelarm angreifen, und dass die Kraft (der Zug der Wadenmuskeln) schief an dem Hebel wirkt.

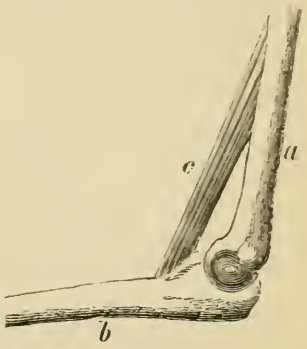


Fig. 27. Schematische Darstellung der Vorderarmbeuger.

* Um den Querschnitt zu bestimmen, verfährt man nach Ed. Weber folgendermaassen. Man bestimmt das Gewicht des Muskels mittels der Wage. Dividirt man dies mit dem specifischen Gewicht der Muskelsubstanz, so erhält man das Volum des Muskels. Das Volum, dividirt durch die Länge der Muskelfasern, gibt den Querschnitt.

Die Bestimmung des Querschnitts kann natürlich nicht am lebenden Menschen geschehen: sie muss an den Muskeln einer Leiche erfolgen, welche etwa dieselbe Statur hat wie die Versuchsperson.

Henke benutzte zur Bestimmung der Muskelkraft am lebenden Menschen die Beuger des Vorderarms. (Vgl. Fig. 27, S. 65.) Es sei *a* der Oberarm, *b* der Vorderarm, ersterer in verticaler, letzterer in horizontaler Stellung. *c* die Muskeln, welche den Vorderarm zu heben oder zu beugen vermögen. (In Wirklichkeit sind es zwei Muskeln, der zweiköpfige Muskel, *Musculus biceps*, und der innere Armmuskel, *Musculus brachialis internus*.) Ziehen sich diese Muskeln zusammen, so wird der Vorderarm gehoben. Werden aber Gewichte auf die Hand gesetzt, bis die Muskeln nicht mehr im Stande sind die Hand zu heben, so haben wir ganz ähnlich wie in unsern Versuchen mit den Froschmuskeln, Gleichgewicht zwischen dem Contractionsbestreben der Muskeln und der Schwere der Gewichte hergestellt. Wir müssen nur noch wie in den Versuchen von Weber an den Wadenmuskeln berücksichtigen, dass die Muskeln an einem andern Hebelarme wirken wie die Gewichte, und ausserdem das Gewicht des Vorderarms selbst in Rechnung ziehen. Mit Berücksichtigung aller dieser Umstände und des Querschnitts der in Wirksamkeit gezogenen Muskeln berechnete Henke eine absolute Kraft von 8—10 kg für die menschlichen Muskeln. Zu etwa denselben Werthen ist man durch Versuche an den Kaumuskeln gelangt, während die Fussmuskeln etwas kleinere Werthe lieferten. Es hängt dies offenbar mit den verschiedenen Graden der Ernährung der Muskeln zusammen, welche in hohem Grade von der Uebung bedingt ist.

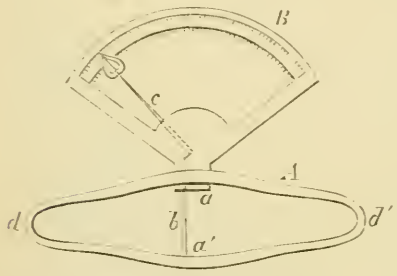


Fig. 28. Dynamometer.

Um die Kraft der Vorderarmmuskeln, welche die Finger beugen, zu bestimmen, kann man sich eines Dynamometers bedienen, wie es Fig. 28 darstellt. Man fasst den starken, federnden Stahlbügel A mit beiden Händen und drückt ihn so stark als möglich zusammen. Die Verbiegung, welche er an den Punkten d und d' erleidet, wird durch den Zwischenstab b auf den Zeiger c übertragen, der auf der Theilung B die ausgeübte Kraft in Kilogrammen anzeigt. Um aus dieser Kraft die absolute Kraft der dabei in Thätigkeit gewesenen Muskeln zu berechnen, bedürfte es einer ziemlich umständlichen Rechnung. Kennt man aber die Kraft, welche Menschen in der Regel mit ihren Händen auszuüben vermögen, so kann man diesen bequemen Apparat benutzen, um auffällige Abweichungen zu erkennen, wie sie bei beginnenden Lähmungen oder andern Erkrankungen der Bewegungsapparate auftreten. Das Dynamometer kann daher als Hülfsmittel bei der Untersuchung der Kranken dienen.

7. Die allmähliche Entwickelung und Wiederabnahme der Energie während des Verlaufs einer Zuckung kann man auch messen und aufschreiben lassen mit einem von A. Fick construirten Spannungsmesser, welchen Fig. 29 (S. 68) darstellt. Der Muskel M ist in der Zange Z unverrückbar befestigt; sein unteres Ende ist durch einen nicht dehnbaren Faden mit dem Stift d des Hebels HH_1 verbunden. Mit dem Stift d kann der Faden f verbunden werden, welcher um die Achse a des steifen, aber sehr leichten Hebels hh_1 geschlungen ist. Das Ende h_1 dieses Hebels ist mit der sehr harten Stahl- oder Glasfeder ff_1 verbunden. Hängt man an den Stift d_1 Gewichte, so geht der Hebelarm H und mit ihm der Stift d nach oben und dreht zugleich den Hebel hh_1 nach unten. Dies kann aber nicht geschehen, ohne dass zugleich die Feder ff_1 verbogen wird. Diese Verbiegungen sind den Gewichten proportional. Sie werden von der Spitze s des Hebels hh_1 in vergrössertem Maasstab angezeigt. Man kann sie auf einem Myographion aufzeichnen lassen und erhält so

eine Art von Scala, welche die Stellung der Schreibspitze s für jeden an der Achse a in der Richtung nach oben wirkenden, in Gewichten ausgedrückten Zug angibt.

Wird der Muskel M gereizt, während der Haken c nicht an den Stift d angelegt ist, so stellt der Apparat

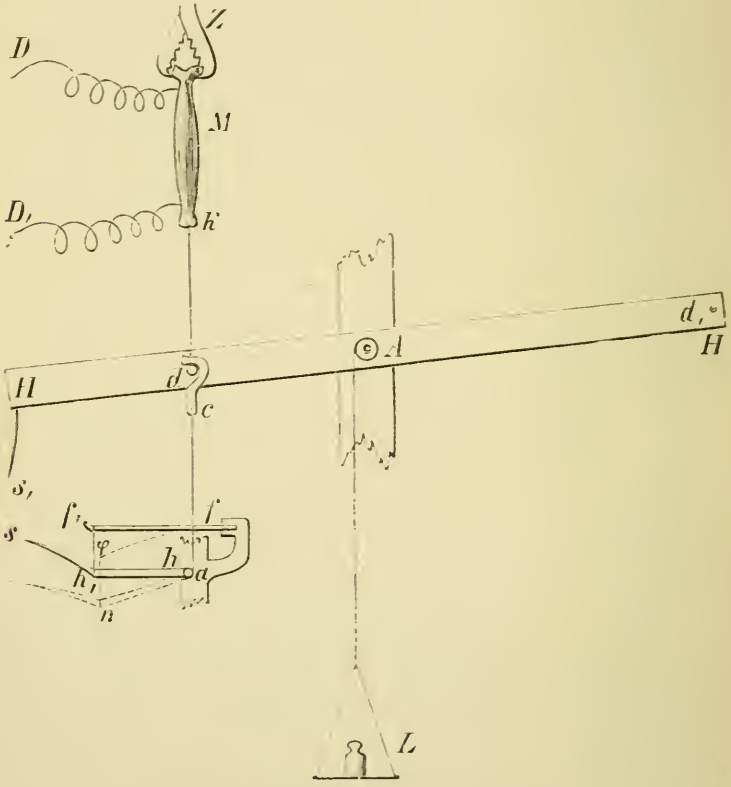


Fig. 29. Spannungsmesser von A. Fick.

ein Myographion dar, ähnlich dem in Fig. 21 abgebildeten. Es unterscheidet sich aber von diesem durch einen wesentlichen Umstand. Da Gewichte, welche man auf die Schale L legt, an einem sehr kleinen Hebelarm (nämlich dem Radius der kleinen Rolle A) wirken, so werden selbst bei sehr ausgiebigen Verkürzungen des Muskels die Gewichte

nur sehr wenig gehoben und deshalb ist die durch Trägheit der Massen bewirkte Schleuderung gering.

Eine unter diesen Umständen erfolgende Zuckung kann als eine solche angesehen werden, bei welcher der Muskel zwar seine Länge verändert, aber stets eine von der Grösse des Gewichts auf der Schale L abhängige gleiche Spannung behält. Man nennt sie deshalb eine isotonische.* Verbindet man dagegen die Hebel HH_1 und hh_1 durch Einhängen des Hakens c an den Stift d miteinander, so verhindert schon bei sehr geringer Verkürzung des Muskels die Verbiegung der Feder jede weitere Verkürzung. Der Muskel ändert dann nach der Reizung seine Länge so gut wie gar nicht, nur seine Spannung nimmt zu und wieder ab. Eine solche Zuckung nennt man deshalb eine isometrische.* Den Verlauf der Spannungsveränderungen kann man durch die Schreibfeder s am Myographion aufzeichnen lassen.

Isometrische Zuckungen haben im grossen und ganzen dasselbe Aussehen wie die isotonischen, von denen Fig. 22 ein Beispiel darstellt. Man kann daher im allgemeinen sagen, dass bei der isotonischen Zuckung die in jedem Zeitpunkt im Muskel entstehende Spannungsänderung sofort in eine entsprechende Längenveränderung umgewandelt wird. Die infolge der Reizung auftretende Energie bewirkt in jedem Augenblick eine Beschleunigung nach oben, durch welche das am Muskel hängende Gewicht gehoben wird. Ganz genau kann das aber nicht geschehen, weil die Länge des Muskels nicht allein von seiner Belastung abhängt, sondern auch von der vorhergegangenen Spannung bedingt ist. Dazu kommt, dass die durch einen Reiz frei werdende Energie nicht nur von der Stärke des Reizes abhängt, sondern auch von dem Zustand des Muskels, in welchem er sich im Moment des Reizes befindet. Die Muskelzuckung ist daher ein äusserst verwickelter Vorgang, in welchen wir nach den

* Isos = gleich; Tonos = Spannung: Metron = Maas.

bisjetzt vorliegenden Untersuchungen nur erst einen ungenügenden Einblick gewonnen haben.

8. Das allmähliche Anwachsen der Energie nach der Reizung kann auch aus den in §. 5 mitgetheilten Zeitmessungen mit verschiedenen Ueberlastungen abgeleitet werden. Wir finden in diesen Versuchen nacheinander, in welchen Zeiten der Muskel bestimmte Grade der Energie, entsprechend den auf die Wagschale des Apparats Fig. 24 aufgesetzten Gewichten, erlangt. Wir können aber mit jenem Apparat noch in anderer Weise die Untersuchung der Muskelzuckung vervollständigen. Wenn der Muskel einen Theil seiner Verkürzung ausführt, ohne dabei irgend eine Arbeit zu leisten, wenn er z. B. die Hälfte seines Hubes ohne alle Spannung zurücklegt und dann gespannt wird, so wird die Energie, welche er dann noch zu entwickeln vermag, geringer sein, als wenn die Spannung gleich von Anfang an vorhanden gewesen wäre. Schwann, der berühmte Physiolog, dem wir den Nachweis des Aufbaues des Thierkörpers aus Zellen verdanken, hat schon im Jahre 1837 hierauf bezügliche Versuche gemacht. Er befestigte einen Muskel an dem einen Ende eines Wagebalkens, brachte am andern Ende Gewichte an, unterstützte sie aber, sodass der Muskel nicht gedehnt wurde. Diese Vorrichtung stimmt im Princip überein mit dem in Fig. 24 abgebildeten Apparat. Mit diesem hat L. Hermann die Schwann'schen Versuche wiederholt. Nachdem man den unbelasteten oder doch nur sehr gering belasteten Muskel im Apparat möglichst genau eingestellt hat, sodass die Platinspitze *p* eben auf der Platte aufruht, bestimmt man in der oben S. 63—65 angegebenen Weise die Muskelkraft. Man senkt dann die Klemme, welche den Muskel trägt, um eine bestimmte Grösse, z. B. einen Millimeter. Wenn jetzt der Muskel gereizt wird, kann er um einen Millimeter kürzer werden, ehe er an dem Hebel *h* zieht; soll er noch kürzer werden, so muss er den Hebel und das an ihm hängende Gewicht heben. Man findet so das Gewicht, welches er noch zu heben

vermag, wenn er sich schon um einen Millimeter verkürzt hat. Nun senkt man die Muskelklemme wieder u. s. f. Man erhält so eine Reihe von Gewichtswerthen, welche den Energien des Muskels in den verschiedenen Graden seiner Verkürzung entsprechen. Der Versuch ergibt, dass die Energie im Anfange der Verkürzung langsam, dann aber sehr schnell abnimmt. Wenn der Muskel sich so weit verkürzt hat, als er dies ganz ohne Belastung zu thun vermag, so kann er auch kein Gewicht mehr heben, er entwickelt dann keine Energie weiter.

Das Interesse, welches sich an diese Versuche knüpft, ist, dass sie uns auf einem andern Wege dasselbe lehren, was wir oben im §. 1 über die Aenderung der Elasticität bei der Zusammenziehung gesagt haben. Wir bestimmen nämlich in diesen Versuchen die Gewichte, welche zu jeder Länge des thätigen Muskels gehören, können also daraus auch die Dehnungscurve des thätigen Muskels, welche wir bisher nur theoretisch construirt hatten, unmittelbar ableiten. Die Uebereinstimmung dieser Ableitung mit der oben auf anderm Wege gefundenen ist eine wichtige Bestätigung für die Richtigkeit der früher entwickelten Anschauung von der Bedeutung der Elasticitätsverhältnisse für die Leistungen des Muskels.

FÜNFTES KAPITEL.

1. Chemische Vorgänge im Muskel; 2. Wärmebildung bei der Zusammenziehung; 3. Ermüdung und Erholung; 4. Quelle der Muskelkraft; 5. Absterben des Muskels; 6. Todtenstarre.

1. Die eben besprochenen Beziehungen zwischen Elasticität und Leistung des Muskels haben uns zu der Anschauung geführt, dass der Muskel gleichsam zwei natürliche Formen hat, eine dem Ruhezustand zukommende, und eine kürzere, welche seinem thätigen Zustande entspricht. Durch die Reizung wird der Muskel veranlasst,

aus der einen in die andere Form überzugehen; deshalb verkürzt er sich. Aber dies ist offenbar weniger eine Erklärung als eine Beschreibung der Thatsache der Verkürzung. Es bleibt daher noch zu erörtern, wodurch die Arbeitsleistung erzeugt wird, welche beim Heben von Gewichten auftritt. Nach dem Gesetze der Erhaltung der Energie kann diese Arbeitsleistung nur auf Kosten einer andern Energie zu Stande kommen. Da wir nachweisen können, dass bei der Muskelverkürzung chemische Processe im Muskel vorgehen und solche, welche schon im ruhenden Muskel vor sich gehen, verstärkt werden, so dürfen wir daraus schliessen, dass auf Kosten dieser chemischen Processe die mechanische Arbeit geleistet werde. Einer besondern Untersuchung bleibt es vorbehalten, zu erforschen, wie weit der Betrag der geleisteten Arbeit den chemischen Umsetzungen genau entspricht.

Dass chemische Processe im Muskel stattfinden, ist leicht nachzuweisen; schwieriger ist es, sie quantitativ zu bestimmen. Deshalb sind wir von der Lösung der eben aufgestellten Aufgabe noch weit entfernt. Schon vor längerer Zeit hat Helmholtz gefunden, dass bei der Contraction der Muskeln die in Wasser löslichen Bestandtheile des Muskels abnehmen, die in Alkohol löslichen dagegen zunehmen. Du Bois-Reymond hat gezeigt, dass durch längere Thätigkeit die Muskeln sauere Reaction annehmen, wahrscheinlich durch sogenannte Fleischmilchsäure. Ruhende Muskeln enthalten ferner etwas Fett sowie einen stärkeähnlichen Stoff, Glycogen genannt; bei der Thätigkeit der Muskeln wird dieses Glycogen zum Theil verbraucht und in Zucker und Milchsäure verwandelt. Endlich lässt sich beweisen, dass im Muskel bei der Contraction Kohlensäure gebildet wird. Alle diese chemischen Umwandlungen sind im Stande, Wärme und Arbeit zu produciren. Für die Bestimmung, ob der ganze Betrag der geleisteten Arbeit auf diese Quelle zurückgeführt werden kann, entsteht aber eine besondere Schwierig-

keit daraus, dass ähnlich wie bei andern Maschinen neben der mechanischen Arbeit stets auch Wärme producirt wird. Um die Aufgabe vollkommen zu lösen, müsste man nachweisen, dass die Summe der als mechanische Arbeit und als freie Wärme auftretenden Energie der bei den chemischen Processen aufgewendeten Energie gleichwertig sei.

Die Kenntniss der chemischen Zusammensetzung der Muskeln ist noch eine unvollkommene. Gerade die Hauptbestandtheile des Muskels, die Eiweisskörper, setzen ihrer chemischen Erforschung besondere Schwierigkeiten entgegen wegen ihrer grossen Veränderlichkeit. Die gewöhnlich in der Chemie angewandten Methoden der Trennung und Isolirung verschiedener Stoffe lassen uns hier im Stich, weil sie die im lebenden Muskel vorhandenen Stoffe wesentlch verändern. Wir wissen nur, dass im Muskel verschiedene Eiweisskörper vorkommen, von welchen der eine, welcher dem Muskel eigenthümlich zu sein scheint, den Namen Myosin führt, ausserdem die stickstofflosen Körper Glycogen und Inosit und etwas Fett und eine Reihe von Salzen, unter welchen die Kalisalze überwiegen. Fleischmilchsäure und Kohlensäure sind wahrscheinlich als Zersetzungsproducte anzusehen, welche aus andern Bestandtheilen, in der Ruhe in geringer, während der Thätigkeit und beim Absterben in grösserer Menge entstehen, ebenso wie die in geringen Mengen im Muskel vorkommenden stickstoffreichen Körper, namentlich Kreatin.

2. Wir dürfen also wohl annehmen, dass bei der Muskelthätigkeit ein Theil der Muskelsubstanz sich fester mit Sauerstoff verbindet und theils Kohlensäure, theils weniger hoch oxydirte Producte bildet. Dass bei diesen Vorgängen Wärme gebildet wird, kann uns nicht wundernehmen. Um dies nachzuweisen, bediente sich Helmholtz der thermo-elektrischen Methode. In einem aus zwei verschiedenen Metallen, z. B. Kupfer und Eisen,

gebildeten Kreise entsteht ein elektrischer Strom, sobald die beiden Berührungsstellen, an denen die Metalle zusammenstossen oder zusammengelöthet sind, ungleiche Temperaturen haben. Die Stärke dieses Stromes hängt von dem Unterschied der Temperaturen ab. Dadurch ist es möglich, aus der Stärke des Stromes die Temperatur der einen Löthstelle zu bestimmen, wenn die der andern bekannt ist. In unserm Falle, wo es sich nicht darum handelt, absolute Temperaturen zu bestimmen, sondern eine vorhandene Erwärmung nachzuweisen, vereinfacht sich die Methode. Man hat nur nöthig, dafür zu sorgen, dass zuerst die beiden Löthstellen gleiche Temperatur haben, was man aus der Abwesenheit jedes Stromes erkennt, und kann dann unmittelbar aus der Stärke des später auftretenden Stromes den Grad der Erwärmung berechnen.

Um dies auszuführen brachte Helmholtz die beiden Schenkel eines eben getödteten Frosches in einen geschlossenen Kasten, nachdem die zur Wärmebestimmung dienenden Metalle so angeordnet waren, dass die eine Löthstelle in die Muskulatur des einen, die andere Löthstelle in die Muskulatur des andern Schenkels eingeführt worden war. Er wartete ab, bis die Temperaturen beider Schenkel gleich geworden waren, sodass bei Verbindung der Metalle mit einem empfindlichen Multiplicator kein Strom vorhanden war. Sodann wurden die Muskeln des einen Schenkels durch passend zugeleitete Inductionsströme in starken Tetanus versetzt, während die Muskeln des andern Schenkels in Ruhe verblieben. Die zusammengezogenen Muskeln erwärmten sich und theilten ihre Wärme der in ihnen befindlichen Löthstelle mit: es entstand ein elektrischer Strom, dessen Stärke gemessen wurde. Die dadurch berechnete Erwärmung der Muskeln betrug etwa $0{,}15$ Grad. Diese Wärme könnte für gering erachtet werden, ist es aber nicht, wenn man bedenkt, dass wir es doch nur mit einer kleinen Muskelmasse zu thun haben, und dass ein erheblicher Theil der in ihr er-

zeugten Wärme durch Strahlung und Leitung an die Umgebung verloren gehen muss.

Um sich von der Grösse der hier erzeugten Wärme eine Vorstellung zu machen, setzen wir die specifische Wärme des Muskels gleich 0,8 von der des Wassers.* Zum Erwärmen von einem Gramm Muskelsubstanz um einen Grad sind also 0,8 Wärmeeinheiten erforderlich. Folglich sind in jedem Gramm Muskelsubstanz, abgesehen von den Wärmeverlusten durch Ausstrahlung u. s. w. 0,8 mal $0{,}15 = 0{,}12$ Wärmeeinheiten erzeugt worden. Nun wissen wir, dass jede Wärmeeinheit 424 Arbeitseinheiten äquivalent ist, d. h. wenn die Wärme zu mechanischer Arbeit verwerthet wird, können von einer Wärmeeinheit 424 g einen Meter hoch gehoben werden. Würde also im Muskel während des Tetanus keine Wärme frei, sondern würde diese in Arbeit verwandelt, so könnte ein jedes Gramm Muskelsubstanz $0{,}12 \cdot 424 = 50{,}88$ g einen Meter hoch heben. Dieser Werth stellt aber nur das Minimum dessen dar, was beim Tetanus im Muskel als „innere Arbeit" geleistet wird. Denn ein Theil der producirten Wärme ist ja bei diesem Versuch nach aussen abgegeben worden und für die Messung verloren gegangen.

Indem man Stäbchen oder Streifen zweier Metalle so aneinanderlöthet, dass alle Löthstellen abwechselnd in zwei Flächen angeordnet sind, kann man noch viel feinere Temperaturunterschiede messen, als beim Tetanus auftreten. Mit solchen empfindlichen Vorrichtungen, sogenannten Thermosäulen, haben besonders Heidenhain und Ad. Fick und seine Schüler noch genauere Untersuchungen über die Wärmeproduction bei der Muskelcontraction angestellt. Aus ihnen geht hervor, dass der Betrag der producirten Wärme in hohem Maasse von dem Zustand

* Nach Untersuchungen des Verfassers. — Unter specifischer Wärme einer Substanz verstehen wir diejenige Wärmemenge, welche nöthig ist, um ein Gramm der Substanz gerade um einen Grad zu erwärmen, die für Wasser nöthige Menge als Einheit betrachtet.

beeinflusst wird, in welchem der Muskel sich befindet in dem Moment, in welchem er vom Reiz getroffen wird, und von den Bedingungen, unter denen die Verkürzung sich vollzieht. Besonders ist der Grad der Spannung, welcher bei Beginn und während der Verkürzung herrscht, von Einfluss auf die Wärmebildung.

Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie wäre zu erwarten, dass in solchen Fällen, wo der Muskel grössere mechanische Arbeit leistet, die Wärmebildung geringer werde und umgekehrt. Bei der Belastung des Muskels mit Gewichten nimmt, wie wir gesehen haben, mit steigenden Gewichten die Arbeitsleistung bis zu einer gewissen Grenze zu. Es sollte also die Wärmebildung in diesem Falle abnehmen. Das ist aber nicht der Fall: dieselben Bedingungen, welche die mechanische Leistung des Muskels steigern, vermehren auch die Wärmeproduction. Wir müssen daraus schliessen, dass der Betrag der chemischen Umsetzungen, deren Aequivalent die Summe der Arbeitsleistung und der Wärmeproduction ist, je nach dem Zustande des Muskels grösser oder kleiner ausfällt, selbst wenn der Reiz, welcher diese Umsetzungen veranlasst, der gleiche bleibt.

Bei einem stetigen Tetanus wird, wie wir gesehen haben, keine mechanische Arbeit geleistet. Es ist daher ganz im Einklang mit dem Gesetz von der Erhaltung der Energie, dass der Muskel beim Tetanus die grösste Menge von Wärme bildet. Die innere Arbeit des Muskels kommt während des Tetanus ausschliesslich in Form von Wärme zur Erscheinung: bei allen andern Formen der Zusammenziehung dagegen tritt ein Theil derselben als Wärme, ein anderer Theil als äussere Arbeit, d. h. als wirkliche Arbeitsleistung, Hebung von Gewichten, auf.

Wenn im zweiten Theil einer Zuckung oder am Schluss eines Tetanus das gehobene Gewicht wieder sinkt, so wird auch der bei der Hebung geleistete Betrag an mechanischer Arbeit wieder in Wärme verwandelt. Ein Muskel erwärmt sich deshalb durch eine Zuckung weniger,

wenn das gehobene Gewicht auf seinem höchsten Punkte festgehalten wird, wie es bei dem in Fig. 19, S. 40 abgebildeten Arbeitssammler geschieht, bei welchem die Wiederausdehnung des Muskels nur durch die geringe Last des Hebels *CC'* erfolgt, während er bei der Zusammenziehung ausserdem das an der Welle des Rades hängende Gewicht zu heben hatte.

Wie bei der Dampfmaschine werden also auch im Muskel die Energien der chemischen Processe zum Theil in Wärme, zum Theil in mechanische Arbeit umgesetzt. Das Verhältniss dieser beiden Theile kann man als den Nutzwerth der Maschine bezeichnen. Der Nutzwerth, also derjenige Theil der durch die Verbrennung von Kohle erzeugten Energie, der als mechanische Arbeit verwerthet werden kann, beträgt selbst bei den besten Dampfmaschinen nur 10 bis höchstens 20 Procent. Beim Muskel kann er zwischen 5 und fast 30 Procent wechseln.

Die chemische Energie der verbrannten Kohle wird bei der Dampfmaschine erst in Wärme und dann ein Theil derselben in mechanische Arbeit umgesetzt. Beim Muskel dagegen entstehen beide Leistungen direct und nebeneinander: nur das Verhältniss beider kann wechseln. Eine Theorie der Muskelcontraction hat aber mit der schon erwähnten Thatsache zu rechnen, dass die Menge der bei einer Zusammenziehung frei werdenden chemischen Energie selbst innerhalb weiter Grenzen von den Bedingungen abhängt, unter denen die Zusammenziehung vor sich geht. Deshalb ist der oft gebrauchte Vergleich mit einer Explosion sehr wenig zutreffend, es sei denn, dass man auf irgendeine Art verständlich zu machen im Stande wäre, warum von der vorhandenen explosiven Masse immer nur ein Theil und zwar je nach Umständen ein mehr oder weniger grosser wirklich zur Explosion gelangt.

3. Wenn die Thätigkeit des Muskels längere Zeit andauert oder mit kurzen Pausen sich öfter wiederholt, müssen offenbar die Stoffe, durch deren Umsetzung die

Thätigkeit zu Stande kommt, abnehmen oder verbraucht werden. An ihre Stelle treten andere, welche aus jenen durch Umsetzung und Oxydation entstehen. Solange der Muskel sich im unversehrten Körper des Thieres befindet, werden die so gebildeten Stoffe fortgeschwemmt und an ihre Stelle Ernährungsmaterial zugeführt zum Ersatz der verbrauchten Stoffe. Die bei der Muskelthätigkeit entstehenden Zersetzungsproducte kreisen eine Zeit lang im Blute der Thiere und werden dann in besondern Ausscheidungsorganen aus dem Körper entfernt. Dem entsprechend finden wir, dass durch Muskelarbeit der Betrag der ausgeschiedenen Kohlensäure beträchtlich erhöht wird; auch andere Zersetzungsproducte des Muskels, wie Kreatin und der aus diesem entstehende Harnstoff, Milchsäure u. s. w. finden sich im Harne wieder. Je reichlicher der Blutstrom durch die Muskeln fliesst, desto schneller wird der Ersatz der verbrauchten Stoffe und die Fortschaffung der Zersetzungsproducte aus dem Muskel stattfinden.* Bei dem ausgeschnittenen Muskel ist dies natürlich nur in sehr untergeordnetem Maasse möglich. Es erklärt sich hierdurch, weshalb ein ausgeschnittener Muskel nur kurze Zeit thätig zu sein vermag. Tetanisiren wir einen solchen Muskel anhaltend, so sehen wir, dass die anfangs bedeutende Verkürzung bald geringer wird und schliesslich ganz aufhört. Reizen wir ihn durch Inductionsschläge zu Einzelzuckungen, so werden auch diese, wenn auch viel langsamer, kleiner und kleiner. Wir sagen dann, der Muskel sei ermüdet. Gönnen wir ihm Ruhe, so erholt er sich wieder und kann von neuem zur Verkürzung veranlasst werden. Die Erholung ist aber eine unvollkommene; sie wird bei Wiederholung der Versuche immer mangelhafter, die Pausen, welche dazu nöthig sind, werden immer grösser, und schliesslich bleibt der Muskel unfähig sich ferner zu verkürzen.

* Es ist deshalb von Wichtigkeit, dass die Blutströmung durch die Muskeln bei ihrer Thätigkeit beschleunigt wird.

Klemmt man die Blutgefässe, durch welche das Blut in einen Muskel eintritt, ab, so verliert derselbe die Fähigkeit, sich zusammenzuziehen. Bei Warmblütern geschieht dies ziemlich schnell, bei Kaltblütern erst nach längerer Zeit. Ja bei letzteren kann man sogar alles Blut durch eine indifferente, an sich unschädliche Flüssigkeit ausspülen, ohne dass die Muskeln dadurch merklich geschädigt werden. Mischt man einer solchen Flüssigkeit geringe Mengen solcher Stoffe bei, wie sie bei der Muskelcontraction entstehen (Kohlensäure, Milchsäure u. a.), so verliert der Muskel seine Contractilität, erlangt sie aber wieder, wenn man diese Stoffe schnell wieder ausspült. Man kann daher annehmen, dass jene Stoffe schädigend auf den Muskel wirken, und hat sie deshalb Ermüdungsstoffe genannt. Contrahiren sich die Muskeln im unversehrten Organismus, so werden die erzeugten Ermüdungsstoffe durch den Blutstrom fortgeschwemmt, während zugleich für das verbrauchte Material voller Ersatz stattfinden kann. Sie sind deshalb nicht nur im Stande, nach Ablauf kurzer Ruhepausen wieder von neuem thätig zu werden, sondern wenn das zugeführte Material das verbrauchte übertrifft, können sie später mehr Arbeit leisten als vorher. Hierauf beruht es, dass die Muskeln im lebenden Organismus durch passende Abwechselung von Ruhe und Thätigkeit kräftiger werden.

4. Da der Muskel vorzugsweise aus eiweissartigen Körpern besteht, so hat man angenommen, dass auch diese es sind, welche bei der Thätigkeit durch ihre Zersetzung die Arbeit leisten. Wir haben aber gesehen, dass im Muskel auch stickstofflose Körper, Fette, Glycogen und Muskelzucker enthalten sind, und dass bei der Thätigkeit Milchsäure auftritt, welche aus diesen letzteren entstehen kann. Für die Muskeln des ganzen Körpers bei länger andauernder Thätigkeit lässt sich die Vergleichung der Umsetzungen mit der Arbeitsleistung durchführen. Denn die Producte der Umsetzung gehen schliesslich in

die Ausscheidungen über, und der Betrag, um welchen die Ausscheidungen vermehrt werden, kann als Folge der Umsetzungen in den arbeitenden Muskeln angesehen werden. Die stickstoffhaltigen Bestandtheile des Muskels werden schliesslich fast ausnahmslos mit dem Harne ausgeschieden. Wenigstens ist der Stickstoffgehalt der übrigen Ausscheidungen ein so ausserordentlich geringer, dass wir ihn ohne Fehler vernachlässigen können. Den Stickstoffgehalt des Harnes können wir sehr genau bestimmen. Bei vollständiger Ruhe des Körpers, wobei freilich durch die Bewegung des Herzens, der Athemmuskeln u. s. w. immer noch eine beträchtliche Arbeit im Körper geleistet wird, ist die Stickstoffausscheidung nur allein von der Stickstoffmenge, welche in der Nahrung eingeführt wird, abhängig. Geniessen wir vollkommen stickstofffreie Kost, so sinkt die Stickstoffausscheidung auf ein bestimmtes Maass herab, auf welchem sie sich dann längere Zeit constant erhält. Wenn unter diesen Umständen eine grössere Arbeit geleistet wird, so pflegt in der That eine geringe Vermehrung der Stickstoffausscheidung einzutreten. Wir können die Menge von eiweissartigen Stoffen berechnen, welche im Körper umgesetzt werden mussten, um diesen Mehrbetrag von ausgeschiedenem Stickstoff zu liefern. Da wir auch das Wärmeäquivalent der Eiweisskörper kennen, d. h. wissen, wieviel Wärme durch Verbrennung eines gegebenen Gewichts von Eiweisskörpern producirt wird, so können wir berechnen, wieviel Arbeit im günstigsten Falle durch die vermehrte Umsetzung von Eiweisskörpern erzeugt werden konnte. Vergleichen wir diesen Arbeitswerth mit dem Betrag der wirklich geleisteten Arbeit, so bekommen wir stets eine viel zu kleine Ziffer. Daraus geht also mit Bestimmtheit hervor, dass die im Körper verbrannten Eiweissstoffe nicht im Stande sind, die geleistete Arbeit zu liefern. Vergleichen wir andererseits die von einem Menschen ausgeschiedene Kohlensäure während der Ruhe und während grösserer Arbeitsleistung, so finden wir eine ausserordent-

lich erhebliche Steigerung derselben und bei Berechnung der Arbeitsleistung, welche durch Verbrennung einer entsprechenden Menge von Fett oder Kohlehydraten zu Stande kommen kann, finden wir Werthe, die der wirklich geleisteten Arbeit sehr nahe kommen.

Durch diese Erfahrung ist also erwiesen, dass die Muskeln ihre Arbeit weniger auf Kosten von eiweissartigen Körpern als vielmehr durch Verbrennung stickstoffloser Stoffe erzeugen. Dem entsprechend muss daher auch der Ersatz sein, dessen der Körper bedarf, wenn er im leistungsfähigen Zustande bleiben soll. Es ergibt sich hieraus die für die Ernährungsfrage ausserordentlich wichtige Folgerung, dass Menschen, welche grosse Arbeit zu leisten haben, einer an Kohlenstoff reichen Nahrung bedürfen, dass aber eine erhebliche Steigerung der Eiweisszufuhr über den Bedarf bei Körperruhe nicht erforderlich ist. Man hat gegen diese Ansicht geltend gemacht, dass die englischen Arbeiter, welche im Durchschnitt mehr zu arbeiten im Stande seien als französische, sich mehr von Fleisch, also einer stickstoffreichen Substanz nähren. Man hat auch darauf hingewiesen, dass die grossen Raubthiere, welche sich ausschliesslich von Fleisch ernähren, sich durch bedeutende Muskelkraft auszeichnen. Beide Beispiele beweisen nicht, was man aus ihnen folgern wollte. Was zunächst die englischen Arbeiter anbelangt, so ergibt eine genaue Betrachtung der von ihnen gewöhnlich genossenen Kost, dass sie neben dem Fleische auch sehr erhebliche Mengen kohlenstoffreicher Nahrung: Fett, Brot, Kartoffeln, Reis u. s.w. zu sich nehmen. Was die Raubthiere anlangt, so lässt sich nicht leugnen, dass sie sehr erheblicher plötzlicher Arbeitsleistungen fähig sind; doch lehrt auch hier eine eingehendere Betrachtung, dass die Summe der von ihnen geleisteten Arbeit im Vergleich zu der stetigen Arbeit eines Zugpferdes oder Ochsen jedenfalls gering ist.

Wir haben oben den Muskel mit einer Dampfmaschine verglichen; in beiden wird auf Kosten chemischer Pro-

cesse Arbeit geleistet. Die Dampfmaschine besteht zum allergrössten Theil aus Eisen. Aber jedermann weiss, dass nicht dieses, sondern die unter dem Kessel verbrannte Kohle es ist, von welcher die Arbeitsleistung herstammt. Daher ist es auch für die Beurtheilung des Muskels als Kraftmaschine ohne Bedeutung, dass er zum grössten Theil aus Eiweisskörpern aufgebaut ist. Freilich können wir die Maschine, die wir Muskel nennen, nicht mit reiner Kohle beschicken: unter den Bedingungen, welche im Organismus vorhanden sind, kann reine Kohle nicht zur Arbeitsleistung verwendet werden, weil sie nicht verdaut und bei der niedern Temperatur des Körpers nicht oxydirt werden kann. Aber kohlenstoffreiche Verbindungen, wie Kohlehydrate (Stärke, Zucker u. s. w.) und Fette, sind dazu geeignet: namentlich letztere liefern sogar bei gleichem Gewicht viel beträchtlichere Arbeitsmengen als die stickstoffhaltigen Eiweisskörper.

Wenn wir uns vorstellen, dass wir eine ganze Dampfmaschine mitsammt dem Kessel und der auf dem Roste befindlichen Kohle einer chemischen Analyse unterwerfen könnten, so würde der Procentgehalt an Kohle offenbar ausserordentlich gering ausfallen. Es ist aber nicht die in jedem Augenblicke vorhandene Kohlenmenge, welche die Arbeit der Maschine leistet, sondern die ganze Menge, welche im Laufe der Zeit immer von neuem durch den Heizer zugeführt wird. Dem Muskel gegenüber spielt das Blut die Rolle des Heizers. Es führt dem Muskel fortwährend Stoffe zu, deren Verbrennung die Arbeit leistet: und die erzeugten Verbrennungsproducte entweichen aus dem Muskel wie die Kohlensäure aus dem Schornstein des Dampfkessels. Um die Menge der von einer Dampfmaschine verbrauchten Kohle genau zu bestimmen, könnten wir die durch den Schornstein entweichende Kohlensäure auffangen und bestimmen. Der Schornstein der Muskeln wird durch die Lungen gebildet: die dort entweichende Kohlensäure fangen wir auf und berechnen aus ihr, wieviel Kohle verbrannt sein muss.

Was nicht in Gasform bei der Verbrennung der Kohle entweicht, bleibt als Asche zurück. Dieser Asche der Dampfkesselfeuerung entspricht der Harnstoff und was sonst aus dem Muskel in den Harn übergeht. Die Summe aller dieser Stoffe muss dem Betrage der in den Muskeln erzeugten Verbrennungsproducte entsprechen.

Wenn daher die geringe Menge der im Muskel vorhandenen stickstofffreien Substanzen kein Hinderniss ist, in ihnen die hauptsächlichste Quelle der Muskelarbeit zu sehen, so unterscheidet sich doch noch in einem Punkte die Maschine, welche wir Muskel nennen, von der Dampfmaschine. Wir haben gesehen, dass die Ausscheidung stickstoffhaltiger Stoffe bei vermehrter Muskelthätigkeit eine, wenngleich nicht erhebliche Zunahme erfährt. Diese Stoffe stammen, wenigstens zum Theil, aus der Verbrennung der Muskelsubstanz, der Gewebe, aus denen der Muskel aufgebaut ist. Dieses, zum allergrössten Theil aus eiweissartigen Körpern bestehende Gewebe haben wir mit den metallischen Theilen der Dampfmaschine verglichen. Auch bei dieser findet ja eine Abnutzung der Metalltheile statt; aber sie ist eine verhältnissmässig ausserordentlich geringe. Die Muskelmaschine ist nicht aus so dauerhaftem Material construirt; sie nutzt sich deshalb bei jeder Thätigkeit verhältnissmässig stark ab. Da auch diese Stoffe den Körper in einer höher oxydirten Form verlassen, als sie im Muskel vorhanden waren, so muss bei dieser theilweisen Verbrennung des Maschinenmaterials selbst auch Wärme und Arbeit frei werden. Die Muskelmaschine arbeitet also zum Theil auf Kosten ihrer eigenen Formelemente, und wenn sie dauernd arbeiten soll, so muss nicht nur das hauptsächliche Heizmaterial, sondern auch das Material zum Wiederersatz der Formelemente fortwährend zugeführt werden. Je genauer die zugeführte Nahrung in ihrer Zusammensetzung den verbrauchten Stoffen entspricht, desto vollständiger wird die Wiederherstellung sein können. Der Verbrauch von stickstoff-

loser Substanz ist aber viel grösser als der Verbrauch von stickstoffhaltiger: deswegen wäre es ganz falsch, wenn wir den Ersatz nur durch letztere leisten wollten. Dem entsprechen auch die Erfahrungen, welche man bei der Ernährung arbeitender Menschen und Thiere gesammelt hat. Die Zufuhr von stickstoffhaltiger Substanz ist nothwendig, um die Muskeln in gutem Stande zu erhalten: aber eine reichliche Zufuhr kohlenstoffreicher Verbindungen, wie sie in den stickstofflosen Nahrungsstoffen gegeben sind, ist erforderlich, um den nöthigen Betrag des hauptsächlichsten Arbeitsmaterials zu liefern.

Die ausserordentlich kräftigen, sehr schwer arbeitenden tiroler Holzarbeiter liefern hierfür ein lehrreiches Beispiel. Sie nehmen neben einer verhältnissmässig geringen Menge stickstoffhaltiger Substanz enorme Mengen von kohlenstoffreicher Nahrung zu sich; sie leben fast ausschliesslich von Mehl und Butter. Nur einmal in der Woche, Sonntags, geniessen sie Fleisch und trinken Bier. Sechs Tage lang sind sie auf das angewiesen, was sie in den Wald mit hinausnehmen. Man kann daher bei ihnen sehr genau die Art der Ernährung controliren. Der grosse Fettgehalt ihrer täglichen Nahrung ist es hauptsächlich, dem sie die Befähigung zu ihrer anstrengenden Arbeit verdanken. Gemsenjäger und Bergbewohner überhaupt nehmen bei anstrengenden Partien Speck und Zucker als Proviant mit. Sie sind durch die Erfahrung belehrt, dass diese kohlenstoffreichen Verbindungen im Stande sind, sie zur Leistung grosser Arbeiten zu befähigen. Zucker ist zu diesem Zwecke um so geeigneter, weil er bei seiner leichten Löslichkeit sehr schnell ins Blut übergeht und deswegen zu schnellem Ersatz der verbrauchten Stoffe dienen kann. Als Zusatz zur täglichen Kost in mässigen Grenzen ist er gleichfalls geeignet, bei schwerer Körperarbeit einen Theil der Kraftleistung zu decken. Niedrige Fleisch- und niedrige Zuckerpreise sind deshalb für die arbeitenden Klassen des Volkes von grossem Nutzen.

5. Wenn ausgeschnittene Muskeln einige Zeit nach der Abtrennung vom Körper gelegen haben, findet in ihnen eine Umwandlung statt, wobei sie die Fähigkeit, sich auf Reize zu verkürzen, einbüssen. Schneller erfolgt diese Umwandlung bei Muskeln, welche durch häufig wiederholte Reize zur Thätigkeit veranlasst wurden. Die Zeit, während welcher diese Veränderung sich einstellt, hängt hauptsächlich von der Natur des Thieres und von der Temperatur ab. Säugethiermuskeln verlieren die Fähigkeit sich zu verkürzen bei mittlerer Zimmertemperatur schon nach etwa 20—30 Minuten, Froschmuskeln erst nach mehreren Stunden. Den Wadenmuskel des Frosches hat man zuweilen noch nach 48 Stunden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur zucken sehen: bei einer Temperatur von 0° bis 1° C. kann derselbe Muskel selbst Tage lang seine Fähigkeit, sich zu verkürzen, behalten. Bei Temperaturen von 45° und darüber dagegen geht diese Fähigkeit in wenigen Minuten verloren. Ganz dasselbe findet auch statt, wenn die Muskeln im Körper des Thieres bleiben, wenn aber der Strom des Blutes durch dieselben unterbrochen wird, sei es durch den allgemeinen Tod des Thieres, sei es durch örtliche Unterbindung der Gefässe. Man bezeichnet diesen Verlust der Zusammenziehungsfähigkeit als den Tod des Muskels. Der Muskeltod fällt also nicht zeitlich mit dem Tode des ganzen Thieres zusammen, sondern folgt dem allgemeinen Tode in einer Zeit von etwa einer halben bis zu mehreren Stunden nach.

6. Betrachtet man einen abgestorbenen Froschmuskel, so bemerkt man, dass er im Aussehen sich wesentlich von einem frischen unterscheidet. Er sieht nicht so durchscheinend aus wie dieser, ist vielmehr trübe und weisslich; gegen Druck verhält er sich anders, er ist teigig, weniger elastisch, dabei dehnbarer, endlich mürbe und zerreissbar, um so mehr, je weiter die Veränderung vorgeschritten ist. Ganz ähnliche Veränderungen er-

fahren auch die Muskeln einer Leiche. Man bezeichnet dieselben als Todtenstarre. Du Bois-Reymond hat nachgewiesen, dass bei dieser Todtenstarre die ursprünglich alkalische oder neutrale Reaction in eine saure übergeht. Es kommt dies wahrscheinlich durch eine Umwandlung des neutralen Glycogens in Milchsäure zu Stande, welche mit den vorhandenen Alkalien sauer reagirende Salze bildet. Auf dieser Umwandlung beruht auch das allmähliche Mürbewerden des Schlachtfleisches, welches, wenn man es unmittelbar nach dem Tode kocht, bekanntlich hart und zähe bleibt. Bleibt das Fleisch längere Zeit nach dem Tode liegen, so löst sich die Todtenstarre wieder, die einzelnen Bündel haften nicht mehr so fest aneinander, und in diesem Zustande ist es für die Zubereitung als Speise geeigneter, da es dann mürbe und leicht zerkaubar und den Verdauungssäften leichter zugänglich ist.

Die Veränderungen bei der Todtenstarre haben in chemischer Beziehung eine gewisse Aehnlichkeit mit den Umwandlungen, welche bei der Thätigkeit des Muskels auftreten. Auch bei dieser tritt Säuerung ein, welche aber durch das alkalische Blut wieder ausgeglichen wird. Bei Muskeln, die aus dem Körper entfernt sind, sowie bei den Muskeln einer Leiche kann dieser Ausgleich nicht mehr eintreten. Aus diesem Grunde tritt die Todtenstarre viel schneller bei solchen Muskeln ein, welche vor dem Tode stark gereizt wurden, z. B. bei gehetztem Wilde. Während aber die Säuremenge bei dem thätigen Muskel immer nur in mässigen Grenzen bleibt, häuft sie sich in dem todtenstarren Muskel an. Zugleich geht auch im Innern der Muskelfaser eine deutliche Veränderung vor sich. Vergleicht man eine frische, lebende und eine todtenstarre Muskelfaser unter dem Mikroskop, so zeigt sich letztere trüb, undurchsichtig: die Querstreifen sind schmaler und näher aneinander gerückt; der Inhalt erscheint mehr brüchig. Wenn die Muskeln, ohne gedehnt zu sein, der Todtenstarre verfallen, so pflegen sie sich etwas zu verkürzen

und dicker zu werden. An den beweglichen Gesichtsmuskeln einer Leiche hat dies zur Folge, dass die unmittelbar nach dem Tode schlaff gewordenen Züge wieder den Ausdruck des Lebens erlangen. An den Gliedmaassen der Leichen entsteht durch die Todtenstarre der Muskeln eine gewisse Steifigkeit, sodass die Theile in der Lage, in der sie sich zufällig beim Tode befinden, festgehalten werden, wovon der Name Todtenstarre hauptsächlich herrührt. Diese Veränderung tritt in den Muskeln einer Leiche nicht in allen Theilen gleichzeitig auf; gewöhnlich beginnt sie in den Gesichts- und Nackenmuskeln und steigt allmählich hinab, sodass die Beinmuskeln zuletzt befallen werden. In derselben Reihenfolge folgt dann auch wieder die Lösung der Todtenstarre.

Wegen der Verkürzung, welche die Muskeln bei der Todtenstarre erfahren, hat man dieselbe für eine wahre Zusammenziehung angesehen, gleichsam für eine letzte Kraftäusserung der Muskeln, mit welcher diese von ihrer eigenthümlichen Fähigkeit Abschied nehmen. Es ist aber nicht bewiesen, dass die Verkürzung bei der Todtenstarre, welche übrigens selbst durch schwache Belastungen schon verhindert wird, mit der wahren Thätigkeit übereinstimme. Alle Erscheinungen der Muskelstarre erklären sich vollkommen, wenn man annimmt, dass ein Bestandtheil des Muskels, welcher im lebenden Muskel flüssig ist, fest wird oder gerinnt. Die Todtenstarre wäre demnach ein ähnlicher Vorgang wie die Gerinnung des Blutes, welches gleichfalls nach dem Tode oder nach dem Ausfliessen aus den Blutgefässen fest wird, indem sich Blutfaserstoff oder Fibrin in fester Form ausscheidet. Diese Ansicht von der Todtenstarre ist schon von E. Brücke ausgesprochen und später von Kühne bestätigt worden. Wenn man Froschmuskeln durch Ausspritzen mit einer unschädlichen Flüssigkeit, z. B. verdünnter Kochsalzlösung, von allem Blute befreit und dann auspresst, so gewinnt man einen Saft, welcher einen Theil des flüssigen Inhalts

der Muskelfasern darstellt. Lässt man diese Flüssigkeit bei gewöhnlicher Zimmertemperatur einige Stunden stehen, so bildet sich in ihr ein flockiges Gerinsel, und zwar zu derselben Zeit, zu welcher andere Muskeln desselben Thieres todtenstarr werden. Die ausgepresste Muskelflüssigkeit ist ursprünglich neutral, wird aber, während das Gerinsel sich bildet, nach und nach sauer. Die Aehnlichkeit der Vorgänge in dieser Muskelflüssigkeit und in dem Muskel selbst ist daher derart, dass wir wohlberechtigt sind anzunehmen, dass auch im Muskel selbst zu jener Zeit eine Gerinnung unter gleichzeitiger Bildung einer Säure stattfindet, und dass diese Gerinnung die Erscheinung der Todtenstarre hauptsächlich veranlasst.

Wie wir gesehen haben, tritt die Todtenstarre um so früher ein, je höher die Temperatur ist. Ganz ebenso verhält sich der ausgepresste Muskelsaft. Erwärmt man ihn auf 45° C., so gerinnt er innerhalb weniger Minuten und wird zugleich sauer. Auch Muskeln, welche auf 45° erwärmt werden, verfallen innerhalb weniger Minuten der Todtenstarre. Erwärmt man sie noch weiter bis auf 73° und darüber, so ziehen sie sich zu unförmlichen Klumpen zusammen, werden ganz hart und weiss und nehmen ein festes derbes Aussehen an, ähnlich hart gekochtem Eiweiss. Wir können daraus schliessen, dass ausser dem bei der Todtenstarre gerinnenden Stoffe noch andere lösliche Eiweisskörper im Muskel vorhanden sind, die sich dem gewöhnlichen Eiweiss ähnlich verhalten, wie es im Blute und in den Eiern vorkommt; denn auch dieses gerinnt bei einer Erhitzung auf 73°. Wir sehen also, dass im Muskel verschiedene Arten von Eiweis vorkommen. Die bei 45° schnell, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur langsam gerinnende Art hat man Muskelfaserstoff oder Myosin genannt. Vielleicht ist dieser Eiweisskörper an und für sich löslich und wird erst durch die im Muskel auftretende Säure in eine unlösliche Form übergeführt. Dann würde also die Todtenstarre die

Folge der Säurebildung sein. Doch sind über diesen Punkt unsere Kenntnisse noch zu unvollkommen und müssen es bleiben, bis die Chemie die Natur der Eiweisskörper besser aufgeklärt haben wird.

SECHSTES KAPITEL.

1. Formen der Muskeln; 2. Verbindung mit den Knochen; 3. Elastische Spannung; 4. Glatte Muskelfasern; 5. Peristaltische Bewegung; 6. Willkürliche und unwillkürliche Bewegung.

1. Bei der Betrachtung der Muskelleistungen in den frühern Kapiteln haben wir immer gleichsam einen idealen Muskel vor Augen gehabt, dessen Fasern alle gleich lang und untereinander parallel gedacht wurden. Solche Muskeln gibt es in der That; sie sind aber selten. Wenn ein solcher Muskel sich verkürzt, so wirkt jede Faser desselben gleich allen andern; die Gesammtwirkung des Muskels ist einfach die Summe der Einzelwirkungen aller Fasern. In der Regel aber sind die Muskeln nicht so einfach gebaut. Anatomisch kann man je nach der Form und der Art der Faserung kurze, lange und flache Muskeln unterscheiden. Wenn die Fasern nicht parallel sind, so gehen sie entweder einerseits von einer breiten Sehne aus und streben alle nach einem Punkte zusammen, von dem dann eine kurze rundliche Sehne die Anheftung an den Knochen vermittelt (fächerförmige Muskeln); oder die Fasern setzen sich schräg an eine lange Sehne an, von der sie sich alle nach einer Richtung (halbgefiederte Muskeln) oder nach zwei entgegengesetzten Richtungen, ähnlich dem Bart einer Feder abzweigen (gefiederte Muskeln).

Bei den fächerförmigen Muskeln erfolgt der Zug der

einzelnen Fasern nach verschiedenen Richtungen. Einzelne Theile eines solchen Muskels können zuweilen sich allein zusammenziehen, während die andern in Ruhe bleiben: dann bewegen sie den Knochen in der Richtung ihres Zuges. Oder aber alle Fasern ziehen sich gleichzeitig zusammen; dann findet man die Richtung und Stärke ihrer Gesammtwirkung nach dem Satz vom Parallelogramm der Kräfte. Ein solcher fächerförmiger Muskel ist z. B. der schon im zweiten Kapitel erwähnte Heber des Oberarms, welcher wegen seiner dreieckigen Form der Deltamuskel genannt wird. Bei ihm kommen Zusammenziehungen einzelner Theile in der That vor. Wenn sich nur der vordere Abschnitt des Muskels zusammenzieht, wird der Arm im Schultergelenk nach vorn gehoben: wenn sich nur der hintere Theil des Muskels zusammenzieht, erfolgt die Hebung nach hinten. Wenn aber alle Fasern des Muskels zusammenwirken, setzen sich die Wirkungen der einzelnen Zugkräfte zu einer Resultante zusammen, welche die Hebung des Arms in der Ebene der gewöhnlichen Lage zur Folge hat.

Auch bei den halbgefiederten und gefiederten Muskeln fällt die Verbindungslinie der beiden Ansatzpunkte nicht mit der Richtung der Fasern zusammen. Wenn ein solcher Muskel sich zusammenzieht, wirkt jede Faser als eine Zugkraft in der Richtung ihrer Verkürzung. Von jeder dieser vielen Kräfte kommt aber nur eine Componente zur Geltung, welche in der Richtung, in der die Bewegung wirklich vor sich geht, liegt, und die Gesammtwirkung des Muskels ist die Summe dieser einzelnen, für jede Faser zu berechnenden Componenten. Um die Wirkung eines solchen Muskels zu berechnen, müssten wir die Zahl der Fasern und den Winkel, welchen jede mit der Zugrichtung einschliesst, bestimmen, eine Aufgabe, welche auch nur für einen einzelnen Muskel zu lösen, die Geduld auf eine harte Probe stellen würde. Glücklicherweise bedarf es so langweiliger Bestimmungen für unsere Zwecke nicht. Die Kraft können

wir nach der oben, Kapitel IV, §. 6 angegebenen Methode für viele Muskeln unmittelbar durch den Versuch bestimmen, und für die vom Muskel zu leistende Arbeit ist es gleichgültig, ob die Fasern alle parallel sind und in ihrer eigenen Richtung zur Wirkung kommen, oder ob sie irgendwelche Winkel mit dieser Wirkungsrichtung machen.*

2. Die Hubhöhe hängt, wie wir schon früher (Kap. III, §. 3) gesehen haben, von der Länge der Muskelfasern und der Belastung ab. Aber auch bei solchen Muskeln, deren Fasern eine beträchtliche Länge haben, kann selten die ganze, dieser Länge entsprechende Hubhöhe ausgenutzt werden, weil die Gestalt der Knochen und ihrer Gelenke, sowie die Bänder, welche die Knochen zusammenhalten, bewirken, dass die Knochen nur innerhalb gewisser Grenzen beweglich sind. Die Muskelfasern können sich deshalb nur innerhalb enger Grenzen verkürzen, und deshalb ist auch meistens die mit der Verkürzung abnehmende Kraft der Zusammenziehung (s. Kap. IV, §. 8) von geringer Bedeutung. Ebenso hat die Beschaffenheit der Gelenke die Folge, dass die Bewegung der Knochen nur in bestimmten Richtungen erfolgen kann. Ein reines Charniergelenk, z. B. das Ellbogengelenk, gestattet nur Beugung und Streckung (vgl. Kapitel II, §. 4), also nur eine Bewegung in einer Ebene. Muskeln, welche nicht in dieser Ebene liegen, können deshalb nur mit einem Theil ihrer Zugkräfte zur Wirkung kommen.

Anders ist es bei den freien Kugelgelenken, welche eine Bewegung der Knochen in jeder beliebigen Richtung innerhalb gewisser Grenzen gestatten. Wenn um ein solches Gelenk herum viele Muskeln liegen, so wird jeder von ihnen, wenn er allein wirkt, den Knochen in seiner Wirkungsrichtung in Bewegung setzen; wenn aber zwei oder mehrere Muskeln gleichzeitig in Thätigkeit gerathen.

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 2.

so wird ihre Wirkung die Resultirende der einzelnen Zugkräfte jedes Muskels sein, die nach dem Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte zu finden ist.

Da sich die Knochen bei den Bewegungen um ihre durch die Gelenke gegebenen Achsen drehen, so können wir sie als Hebel betrachten. Meistens stellen sie einarmige Hebel dar, d. h. solche, deren Drehachse an ihrem einen Ende liegt.* Die Zugrichtung der Muskeln ist meistens nicht senkrecht zu dem zu bewegenden Knochenhebel gerichtet, sondern unter einem spitzen Winkel. In einem solchen Falle kommt von der Zugkraft des Muskels nur die auf den Hebelarm senkrechte Componente zur Geltung. In vielen Fällen besitzen aber die Knochen an den Ansatzstellen der Muskeln Vorsprünge und Erhabenheiten, über welche die Muskelsehne wie über eine Rolle fortgeht, sodass sie unter einem günstigern Winkel an den Knochen angreift. In andern Fällen sind in der Sehne selbst knorpelige oder knöcherne Verdickungen vorhanden (sogenannte Sesambeine), welche in demselben Sinne wirken. Das grösste dieser Sesambeine ist die Kniescheibe, welche in die starke Sehne der vordern Oberschenkelmuskeln eingeschaltet die Ansatzrichtung dieser Sehne am Schienbein günstiger gestaltet, als sie sonst wäre.

Zuweilen läuft die Sehne eines Muskels über eine wirkliche Rolle, sodass die Richtung, in welcher die Muskelfasern sich verkürzen, von derjenigen, in welcher ihr Zug zur Wirkung kommt, ganz und gar abweicht.

3. Eine letzte bedeutsame Folge der Verbindung der Muskeln mit den Knochen ist ihre dadurch bewirkte Dehnung. Wenn wir bei einer Leiche ein Glied in seine

---

* Im menschlichen Körper gibt es nur wenige Ausnahmen von dieser Regel. Beim Kopf, Becken und Fuss liegt die Drehachse nicht am Ende der Knochen. Diese stellen also zweiarmige Hebel dar.

gewöhnliche, auch im Leben meist innegehaltene Lage bringen und dann einen Muskel am einen Ende von seinem Ansatz ablösen, so zieht er sich zurück und wird kürzer. Dasselbe geschieht im Leben, wie man bei der von Chirurgen geübten Sehnendurchschneidung, die zur Heilung von Verkrümmungen ausgeführt wird, beobachten kann. Da der Erfolg während des Lebens und nach dem Tode der gleiche ist, so haben wir es dabei offenbar mit einer Wirkung der Elasticität zu thun. Wir sehen also, dass die Muskeln durch ihre Verbindung mit dem Skelet gedehnt sind und sich vermöge ihrer Elasticität stets zu verkürzen streben. Wenn mehrere Muskeln an einem Knochen so befestigt sind, dass sie in verschiedenen Richtungen ziehen, so wird der Knochen eine Lage annehmen müssen, bei der die elastischen Zugkräfte aller Muskeln einander gleich sind, und alle diese Zugkräfte werden zusammenwirken, um die Gelenkenden mit einer gewissen Kraft gegeneinanderzupressen, was offenbar mit zur Festigkeit der Gelenkverbindungen beiträgt. Wenn dann einer dieser Muskeln sich zusammenzieht, so wird er den Knochen in seiner Zugrichtung in Bewegung setzen, dabei aber den in entgegengesetzter Richtung wirkenden Muskel dehnen; dieser setzt daher vermöge seiner Elasticität der Zugwirkung des erstgenannten Muskels ein Hinderniss entgegen und führt, sobald die Zusammenziehung desselben nachlässt, das Glied wieder in seine Anfangslage zurück. Diese durch die Elasticität der Muskeln bedingte Mittellage aller Glieder beobachten wir an Schlafenden, wenn alle activen Muskelthätigkeiten fehlen; wir sehen dann, dass die Glieder meist in einem geringen Grade gebeugt sind, sodass sie stumpfe Winkel miteinander bilden.

Nicht alle Muskeln sind zwischen Knochen ausgespannt. Manche verlieren sich mit ihren Sehnen in weichen Gebilden, wie viele Muskeln des Gesichts. Auch hier üben die verschiedenen Muskeln aufeinander eine gegenseitige Spannung aus und bewirken dadurch eine bestimmte

Gleichgewichtslage der Weichtheile, wie man am Gesicht an der Stellung der Mundspalte sehen kann. Ist der Zug der symmetrisch angeordneten Muskeln nicht gleichmäsig, dann stellt sich die Mundspalte schief. Dies geschieht, wenn die Muskeln der einen Gesichtshälfte gelähmt sind; man ersieht daraus, dass die elastische Spannung allein zu schwach ist, um die normale Lage wiederherzustellen.

Manche Muskeln sind so um eine Oeffnung oder Spalte angeordnet, dass sie die Oeffnung verkleinern oder verschliessen. Man nennt sie daher Ring- oder Schliessmuskeln. Beispiele hierfür finden wir am Munde und an den Augenlidern. Andere Muskeln wieder bilden die Wandungen von Hohlräumen. Durch Verkürzung dieser werden die Hohlräume verkleinert und ihr Inhalt ausgetrieben. Das Herz z. B. ist ein hohler Muskelsack, welcher durch abwechselnde Zusammenziehung und Erschlaffung das Blut in Bewegung setzt.

4. Wir haben bei unsern bisherigen Betrachtungen immer nur die eine Art von Muskelfasern berücksichtigt, welche wir im Eingange als die quergestreifte bezeichnet haben. Es gibt aber, wie wir gesehen haben, noch eine zweite Art, die sogenannten glatten Muskelfasern oder muskulösen Faserzellen. Diese bilden nicht so abgegrenzte Muskelmassen, wie die quergestreiften Muskelfasern, sondern kommen in andern Organen zerstreut oder zu mehr oder minder dicken Lagen oder Schichten angeordnet vor.* Sehr häufig bilden sie in regelmässiger Anordnung weit ausgedehnte Häute: bei röhrenförmigen Gebilden, wie dem Darm, den Blutgefässen u. a. ist ein Theil der Wandung stets aus glatten Muskelfasern ge-

* Ein Beispiel stärkerer Anhäufung glatter Muskelfasern bietet der Muskelmagen der Vögel, welcher, abgesehen von der äussern und innern häutigen Bekleidung, nur aus einer Masse solcher Fasern besteht.

bildet. Sie sind in solchen Fällen in zwei Lagen angeordnet, von denen die eine aus ringförmig das Rohr umziehenden Fasern besteht, während die andere der Länge des Rohres nach angeordnet ist. Wenn diese Muskelfasern sich verkürzen, so können sie daher die Röhren, in deren Wand sie sich befinden, sowol verengern als auch verkürzen. Von grosser Wichtigkeit ist dies bei

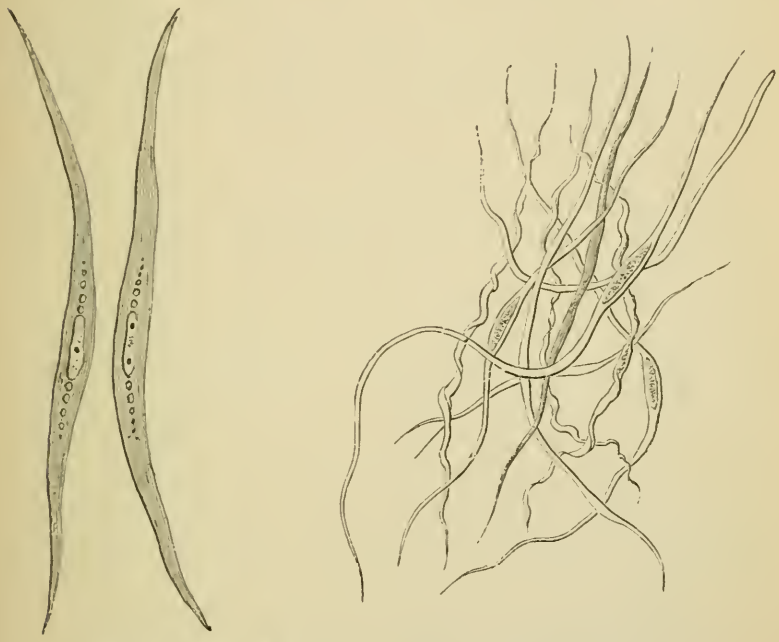


Fig. 39. Glatte Muskelfasern (dreihundertmal vergrössert).

den kleinern Arterien, wo die ringförmig angeordneten glatten Muskelfasern die Gefässe stark verengern oder ganz verschliessen können und so zur Regelung des Blutstroms dienen. In andern Fällen, wie beim Darm, dienen sie dazu, den Inhalt der Röhren in Bewegung zu setzen. Es pflegt dann die Verkürzung dieser Muskelfasern nicht gleichzeitig in allen Stellen des Rohres aufzutreten, sondern indem sie an einer Stelle beginnend sich nach und nach auf immer neue Strecken des Rohres

fortpflanzt, wird der im Rohr enthaltene Inhalt langsam vorwärts geschoben. Es sind dabei hauptsächlich die kreisförmig angeordneten Fasern wirksam, welche das Rohr an einer Stelle ganz verschliessen, während durch die Zusammenziehung der Längsfasern die Wand des Rohres über den Inhalt desselben zurückgezogen und so die Weiterbeförderung des Inhalts unterstützt wird. Man bezeichnet diese Art der Bewegung als peristaltische Bewegung. Sie kommt im ganzen Verdauungskanal von dem Schlunde an bis zu dessen Ende vor und bewirkt hier die Vorwärtsbewegung der Speisen und die schliessliche Austreibung des unverdauten Restes.

5. Man kann die peristaltische Bewegung sehr schön beobachten, wenn man die Schlundröhre eines Hundes blosslegt, und dem Thiere dann Wasser oder einen kleinen festen Körper in den Mund bringt, sodass eine Schluckbewegung entsteht. Man sieht sie auch am blossgelegten Darm oder an dem Harnleiter, wo jeder aus der Niere heraustretende Tropfen Harn eine Welle erregt, die sich von der Niere nach der Harnblase hin fortpflanzt. Man kann die Bewegungen auch künstlich hervorrufen, indem man den Darm, Harnleiter u. s. w. an einer Stelle mechanisch oder elektrisch reizt, oder auch durch Reizung der Nerven, welche diese Theile versorgen. Was zunächst auffällt, ist die Langsamkeit, mit welcher diese Bewegungen erfolgen. Nicht nur dauert es eine geraume, schon ohne alle künstlichen Hülfsmittel wahrnehmbare Zeit nach Anbringung des Reizes, ehe die Bewegung beginnt, sondern die an einer Stelle erregte Bewegung verläuft, auch wenn der Reiz ein plötzlicher, momentaner war, ganz allmählich, indem sie langsam bis zu einer gewissen Stärke ansteigt und dann allmählich wieder abnimmt. Durch diese Langsamkeit der Bewegungen unterscheiden sich die glatten Muskelfasern ganz wesentlich von den quergestreiften. Doch ist, wie wir ja wissen, dieser Unterschied kein principieller, sondern nur ein

gradweiser, da wir auch beim quergestreiften Muskel ein Stadium der latenten Reizung, eine allmählich ansteigende und dann wieder abnehmende Verkürzung kennen gelernt haben. Nur ist, was bei dem quergestreiften Muskel auf einen geringen Bruchtheil einer Secunde sich zusammendrängt, bei den glatten Muskelfasern auf die Zeit mehrerer Secunden vertheilt. Es bedarf daher auch keiner künstlichen Hülfsmittel, um diese einzelnen Stadien zu unterscheiden. Weiter als bis zu dieser etwas oberflächlichen Kenntniss ist die Untersuchung der Thätigkeit der glatten Muskelfasern noch nicht gediehen. Es liegt besonders an der Schwierigkeit ihrer Isolirung und an dem schnellen Verlust ihrer Reizbarkeit, wenn sie abgetrennt werden, dass nur schwer Versuche mit ihnen angestellt werden können. Insbesondere ist es noch nicht ganz klar, wie die Uebertragung der an einer Stelle auftretenden Reizung auf andere Partien zu Stande kommt. Bei den quergestreiften Muskelfasern kommt eine Uebertragung der Thätigkeit von einer Faser auf die benachbarten normalerweise nicht vor. Wenn man einen langen dünnen parallelfaserigen Muskel auf einer Glasplatte ausbreitet und eine beschränkte Stelle desselben reizt, so pflanzt sich die Reizung in den unmittelbar getroffenen Muskelfasern der Länge nach fort, geht aber nicht auf die benachbarten Fasern über. Andererseits ist es nicht möglich, eine quergestreifte Muskelfaser nur in einem Theil ihrer Länge zur Zusammenziehung zu bringen, wenigstens solange die Muskelfaser frisch ist. Bei absterbenden Muskelfasern kommen freilich solche locale Zusammenziehungen vor. Es bildet also jede einzelne Muskelfaser eine physiologische Einheit, innerhalb welcher die an einem Theil erregte Zusammenziehung sich über die ganze Faser verbreitet. Man hat auch die Geschwindigkeit dieser Ausbreitung in den Fasern gemessen. Da die quergestreifte Muskelfaser bei der Zusammenziehung zugleich dicker wird, so wird ein leichtes Hebelchen, welches man auf einen Muskel aufsetzt,

etwas gehoben. Diese Hebung kann man auf dem schnellbewegten Cylinder des Myographions aufzeichnen lassen. Setzt man zwei solcher Hebelchen nahe den Enden eines langen Muskels auf, und reizt an dem einen Ende, so wird zuerst der zunächstliegende, erst später der entferntere Hebel gehoben: den Unterschied kann man auf dem Myographioncylinder ablesen und daraus die Geschwindigkeit der Fortpflanzung von dem einen Hebel bis zum andern berechnen. Die Geschwindigkeiten, welche man in solchen Versuchen gefunden hat, schwanken bei Froschmuskeln von 2 m bis zu 4 m in der Secunde: d. h. die in einem Punkte der Muskelfaser erregte Zusammenziehung braucht, um einen Centimeter weit fortzuschreiten, eine Zeit von $^1/_{400}$ bis $^1/_{200}$ Secunde. Je kräftiger und leistungsfähiger die Muskeln sind, desto grösser ist die Geschwindigkeit. Als Mittelwerth kann etwa 3 m angesehen werden. In den Muskelfasern der Warmblüter ist die Geschwindigkeit grösser; sie ist auf 10 bis 13 m geschätzt worden. Mit dem Absterben des Muskels wird die Fortpflanzung immer langsamer und hört zuletzt bei Muskeln, welche der Todtenstarre nahe sind, auf; daher entsteht bei diesen nur an der unmittelbar gereizten Stelle eine wulstartige Verdickung, welche längere Zeit bestehen bleibt.

Da die Faserzellen der glatten Muskulatur sehr kurz sind, so kann man annehmen, dass sich alle Theile einer und derselben Zelle so gut wie gleichzeitig zusammenziehen. Dass aber die Erregung von einer Zelle auf die benachbarten übergehen kann, beruht wahrscheinlich darauf, dass die glatten Muskelfasern nackte Zellen sind, während die contractile Substanz der quergestreiften Fasern von einer nicht contractilen Hülle, dem Sarkolemmaschlauch, umhüllt ist. Ueberdies sind auch in vielen Fällen directe Protoplasma-Verbindungen zwischen den einzelnen glatten Muskelfaserzellen beobachtet worden.*

* Die quergestreiften Muskelfasern des Herzens bilden auch zusammenhängende, vielfach verzweigte und sehr verwickelt

6. In der Regel sind solche Theile, welche nur mit glatten Muskelfasern versehen sind, nicht willkürlich beweglich, während die quergestreiften Muskelfasern dem Willen unterworfen sind. Man hat daher die letztern auch als willkürliche, die erstern als unwillkürliche Muskeln bezeichnet. Eine Ausnahme macht jedoch das Herz, denn dieses besitzt quergestreifte Muskelfasern, der Wille hat aber unmittelbar gar keinen Einfluss auf dasselbe, sondern seine Bewegungen werden unabhängig vom Willen erregt und geregelt.* Die glatten Muskelfasern werden sowol durch örtliche Reize, z. B. den Druck des in den Röhren enthaltenen Inhalts, als auch durch das Nervensystem zu ihren Zusammenziehungen veranlasst. Die Zusammenziehungen der quergestreiften Muskelfasern kommen im natürlichen Laufe des organischen Lebens nur durch Einwirkung der Nerven zu Stande. In welcher Art wir uns diese Einwirkungen vorzustellen haben, werden wir aber erst erörtern können, wenn wir uns mit den Eigenschaften der Nerven bekannt gemacht haben werden.

Uebrigens ist der Unterschied zwischen quergestreiften und glatten Muskelfasern kein absoluter, da es auch Uebergangsformen gibt. In den Muskeln der Muscheln z. B. finden sich Fasern, in denen die Querstreifung (und mit ihr die Doppelbrechung) an einzelnen Theilen der Faser deutlich vorhanden ist, während sie an andern Stellen derselben Faser fehlt.

---

verlaufende Faserzüge, welche nicht von Sarkolemma umhüllt sind. Dementsprechend pflanzt sich ein irgendwo auf eine Stelle ausgeübter Reiz auf die ganzen Faserzüge fort. Verzweigte quergestreifte Muskelfasern kommen auch in der Zunge des Frosches vor.

* Auch im Darm der Schleie (*Tinca vulgaris*) kommen, abweichend von andern Wirbelthieren, quergestreifte Muskeln vor. Ob derselbe willkürliche Bewegungen macht, ist unbekannt, aber nicht wahrscheinlich.

SIEBENTES KAPITEL.

1. Nervenfasern und Nervenzellen; 2. Reizbarkeit der Nervenfasern; 3. Leitung der Erregung; 4. Isolirte Leitung; 5. Erregbarkeit; 6. Curve der Erregbarkeit; 7. Ermüdung und Erholung, Absterben.

1. Nervengewebe kommt im thierischen Körper in zwei Formen vor, entweder als einzelne feine Stränge, die, sich vielfach theilend, den ganzen Körper durchziehen, oder zu grössern Massen zusammengehäuft. Letztere sind bei den höhern Thieren in die knöchernen Kapseln des Schädels und der Wirbelsäule eingeschlossen, und werden als Nervencentren oder Centralorgane des Nervensystems bezeichnet, während die Nervenstränge, welche von jenen Centren ausgehen und nach den entferntesten Theilen hinziehen, den Namen des peripherischen Nervensystems führen. Die mikroskopische Untersuchung der peripherischen Nerven zeigt, dass sie Bündel ausserordentlich feiner Fasern sind, welche durch eine bindegewebige Hülle zu dickern Strängen zusammengehalten werden. Jede dieser Nervenfasern stellt sich bei einer Vergrösserung von 250—300, wenn man sie in frischem Zustande untersucht, als eine blasse durchscheinende Faser dar. Genauere Untersuchung lehrt, dass die Faser aus einem innern, homogenen oder der Länge nach feingestreiften Kern, dem sogenannten Achsencylinder, und der diesen umhüllenden Markscheide besteht, wozu dann noch eine äussere Hülle, das Neurilemma, hinzukommt.

Die Markscheide ist in regelmässigen Abständen durch die sogenannten Schnürringe (Fig. 31, *s*) unterbrochen; zwischen je zwei Schnürringen findet sich ein Kern (Fig. 31, *k*), ein Beweis, dass der betreffende Abschnitt der Markscheide aus einer Zelle hervorgegangen ist. Der Achsencylinder dagegen ist in der ganzen Länge der Faser,

welche zuweilen sehr beträchtlich sein kann, durchaus ununterbrochen und wahrscheinlich aus sehr zarten, parallel verlaufenden Fibrillen zusammengesetzt, worauf die feine Längsstreifung schliessen lässt.

Verfolgt man eine solche Faser, so sieht man, dass sie an ihrem einen Ende immer in eine sogenannte Nervenzelle übergeht, während sie am andern Ende sich verästelt, in ein sogenanntes Endbäumchen sich auflöst. Ein solches Gebilde, aus Nervenzelle, Nervenfaser und Endbäumchen bestehend, nennt man ein Neuron. Durch Aneinanderlagerung von Neuronen entstehen lange Ketten. Das ganze Nervensystem eines Thieres ist nichts als ein an vielen Stellen freilich sehr verwickeltes Netz von solchen Neuronen.

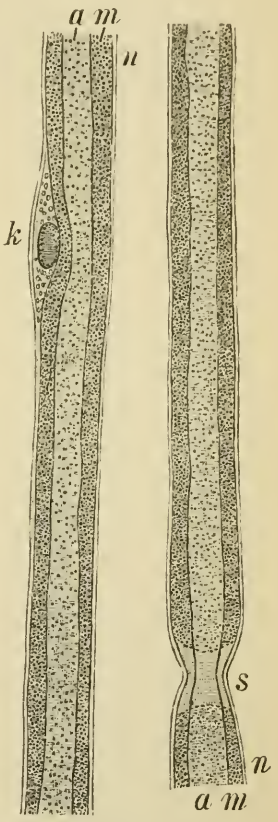


Fig. 31.
2 Stücke einer Nervenfaser. *a* Achsencylinder, *m* Markscheide, *n* Neurilemma, *k* Kern, *s* Schnürring.

Nicht alle peripherischen Nervenfasern besitzen diese drei Theile. Einige von ihnen haben keine oder eine sehr dünne Markscheide. Wo viele solche Nervenfasern zu einem Bündel vereinigt sind, sehen sie mehr durchscheinend, grau aus, weshalb sie auch graue Nervenfasern genannt werden. Die markhaltigen Nervenfasern dagegen werfen mehr von dem auffallenden Licht zurück und erscheinen deshalb gelblichweiss. Verfolgt man die Nerven nach der Peripherie hin, so sieht man, dass sich von dem gemeinschaftlichen Stamme von Zeit zu Zeit kleinere Bündel von Fasern abzweigen, sodass die Stämmchen und ihre Verzweigungen immer dünner werden. End-

lich beobachtet man nur noch einzelne Fasern, welche aber in ihrem Aussehen den im Stamm enthaltenen ganz gleich sind. Zuletzt verlieren die markhaltigen Fasern ihre Markscheide, werden also den grauen Fasern gleich. Dann theilt sich der Achsencylinder selbst in feinere Theile, sodass die Nervenfaser, obgleich sehr dünn, in ihrer Ausbreitung einen grössern Bezirk umfasst. Manche Nervenfasern stehen an ihren Enden mit Muskeln oder mit Drüsen, andere mit eigenthümlichen Endorganen in Verbindung, deren Bedeutung wir später besprechen werden.

Auch in den Centralorganen des Nervensystems kommen zahlreiche Nervenfasern vor, welche in ihrem Aussehen sich von den peripherischen nicht unterscheiden. Wir haben hier Fasern mit Achsencylinder, Markscheide und Neurilem, sowie solche ohne Markscheide. Was aber die Centralorgane des Nervensystems hauptsächlich kennzeichnet, ist das häufige Vorkommen der schon erwähnten Nervenzellen; diese werden zwar auch in den peripheren Nerven hier und da gefunden, in den Centralorganen aber machen sie einen erheblichen Bruchtheil der ganzen Masse aus. Von ihnen wird später die Rede sein.

Das Nervensystem, dessen Elemente wir so in seinen groben Umrissen kennen gelernt haben, dient im Körper zur Vermittelung der Bewegungen und Empfindungen. Die wesentlichste Rolle bei diesen für alle Thiere so charakteristischen Erscheinungen kommt den Nervenzellen zu. Die Nervenfasern dienen nur als Leitungsapparate, welche die Wirkungen von den Nervenzellen fort oder zu denselben hinleiten. Ehe wir zur Untersuchung der eigenthümlichen Wirkungen des centralen Nervensystems übergehen, wird es zweckmässig sein, sich mit diesen Leitungsbahnen zu beschäftigen und deren Eigenschaften kennen zu lernen.

2. Legen wir bei einem lebenden Thiere einen peripherischen Nerven bloss und lassen auf denselben Reize

einwirken, wie wir sie bei den Muskeln kennen gelernt haben, so sehen wir meistens zwei Wirkungen auftreten. Das Thier empfindet Schmerz, wie wir aus seinem Benehmen (heftige Bewegungen oder Schreien) schliessen können, zugleich aber gerathen einzelne Muskeln in Zusammenziehung. Verfolgen wir in solchen Fällen den gereizten Nerven nach der Peripherie hin, so sehen wir, dass einzelne seiner Fasern in die Muskeln eindringen, welche gezuckt haben. Dass der Nerv nach der andern Seite hin mit dem Nervencentrum in Verbindung steht, wissen wir schon. Durchschneiden wir den Nerven zwischen der gereizten Stelle und dem Centrum, so tritt bei wiederholter Reizung die nämliche Muskelzuckung auf wie vorher, aber die Schmerzempfindung bleibt aus. Wenn wir dagegen den Nerven an einer centralwärts vom Schnitt gelegenen Stelle reizen, so tritt bei der Reizung keine Muskelzuckung ein, wol aber Schmerzempfindung. Wir sehen also, dass peripherische Nerven an einer Stelle ihres Verlaufs gereizt, sowol am centralen wie am peripherischen Ende Wirkungen veranlassen können, vorausgesetzt, dass die Nerven nach der einen wie nach der andern Richtung hin unversehrt sind.

Dass der Nerv reizbar ist in demselben Sinne, wie wir es vom Muskel kennen gelernt haben, hat sich aus diesen vorläufigen Versuchen schon ergeben. Aber während wir am Muskel die Wirkung der Reizung unmittelbar beobachten konnten, zeigt sich am Nerven zunächst gar keine Veränderung, weder in seiner Form noch in seinem Aussehen. Selbst mit den stärksten Vergrösserungen unserer Mikroskope können wir an demselben nichts entdecken und wir würden gar nicht wissen, ob er überhaupt reizbar sei, wenn nicht einerseits die Zeichen von Schmerzempfindung, andererseits das Zucken der mit dem Nerven zusammenhängenden Muskeln verriethe, dass in dem Nerven etwas vorgegangen sein müsse. Um diese Vorgänge weiter zu untersuchen, wollen wir den Muskel gleichsam als Reagens benutzen. Solche Versuche

können sowol an warmblütigen wie kaltblütigen Thieren angestellt werden. Da aber die Muskeln der Warmblüter schnell ihre Leistungsfähigkeit einbüssen, wenn sie dem Kreislaufe des Blutes entzogen sind, so bevorzugen wir auch für diese Versuche die Nerven und Muskeln des Frosches. Sehr gut eignen sich hierzu die Unterschenkel des Frosches, welche leicht im Zusammenhang mit einem langen Stücke des Hüftnerven bis zu dessen Austritt aus der Wirbelsäule präparirt werden können. In manchen Fällen ist es vortheilhafter, nur den Wadenmuskel allein mit dem Hüftnerven zu gebrauchen; der Muskel kann dann in ähnlicher Weise, wie wir das früher gethan haben, befestigt und seine Verkürzung durch einen Hebel sichtbar gemacht werden.

Wenn man an einem solchen Präparat den Nerven an irgendeinem Punkte seines Verlaufs mit der Pincette kneipt, so zuckt der Muskel. Dasselbe geschieht, wenn man einen Faden um den Nerv schlingt und ihn plötzlich zuschnürt; ebenso wenn man ein Stückchen des Nerven mit der Schere abschneidet. Das sind mechanische Reize, welche auf den Nerven wirken. Wir sehen auch Zuckungen, wenn wir den Nerven mit Säuren oder Alkalien betupfen; das sind chemische Reizungen. Wir können ein Stückchen des Nerven erhitzen und ihn so thermisch reizen. In allen diesen Fällen wird der Nerv an der gereizten Stelle sofort, oder doch sehr bald, seine Reizbarkeit verlieren. Wenn wir aber den Nerven auf zwei Drähte legen, und mittels desselben einen elektrischen Strom durch eine Stelle des Nerven leiten, so können wir ihn oft hintereinander elektrisch reizen, ohne dass die Reizbarkeit vernichtet wird. Der Nerv verhält sich also in dieser Beziehung ganz ähnlich wie der Muskel selbst. Wenden wir einen constanten elektrischen Strom an, so bekommen wir in der Regel Zuckungen bei der Schliessung und Oeffnung des Stromes, zuweilen auch eine dauernde Verkürzung, während der Strom durch den Nervenabschnitt fliesst. Wenden wir Inductionsschläge

an, so gibt jeder einzelne Inductionsschlag eine Muskelzuckung, und wenn viele Inductionsschläge schnell hintereinander den Nerven treffen, verfällt der Muskel in Tetanus.

Wir wollen bei Inductionsschlägen stehen bleiben. Wir lassen diese durch eine Nervenstelle gehen, welche sich in einiger Entfernung von dem Muskel befindet. Jeder Inductionsschlag bewirkt eine Muskelzuckung. Schneiden wir mit einer Schere den Nerv zwischen der gereizten Stelle und dem Muskel durch, so hört jede Wirkung auf den Muskel auf. Es hilft nichts, wenn wir die Schnittflächen auch noch so sorgfältig miteinander in Berührung bringen. Sie verkleben und der Nerv scheint bei oberflächlicher Betrachtung unversehrt zu sein, aber durch die verletzte Stelle hindurch können die oberhalb angebrachten Reize nicht auf den Muskel wirken. Dasselbe würde eintreten, wenn wir den Nerv zwischen der gereizten Stelle und dem Muskel mit einem Faden umschlingen und fest zuschnüren würden. Wir können den Faden wieder entfernen, aber die gequetschte Stelle zeigt sich als ein unbedingtes Hinderniss für jede Wirkung auf den Muskel. Sowie wir aber eine Stelle, welche unterhalb des Schnittes oder der Quetschung gelegen ist, den reizenden Inductionsströmen aussetzen, tritt sofort die Wirkung wieder auf.

3. Was können wir aus diesen Versuchen schliessen? Entweder tritt der Nerv, wenn auch nur eine beschränkte Stelle desselben gereizt wird, sofort in seiner ganzen Ausdehnung bis zum Muskel hin in Thätigkeit, oder aber die Reizung wirkt zunächst nur auf die wirklich gereizte Stelle und die hier erregte Thätigkeit des Nerven pflanzt sich in den Fasern desselben fort, gelangt so zum Muskel und bewirkt in diesem die Zusammenziehung. Ist die letztere Anschauung richtig, so müssen wir weiter schliessen, dass jede Verletzung der Nervenfaser die Fortpflanzung der Thätigkeit in derselben hindert; aus dem Versuche mit dem unterbundenen Nerven folgt zugleich,

dass auch, wenn die Nervenscheiden gar nicht verletzt sind, die Quetschung des Nerveninhalts allein genügt, um jene Fortpflanzung der Thätigkeit unmöglich zu machen.

Es lässt sich nachweisen, dass diese Auffassung des Sachverhalts in der That die richtige ist. Dieser Beweis wird geführt durch Messung der Zeit, welche zwischen der Nervenreizung und dem Beginn der Muskelzuckung

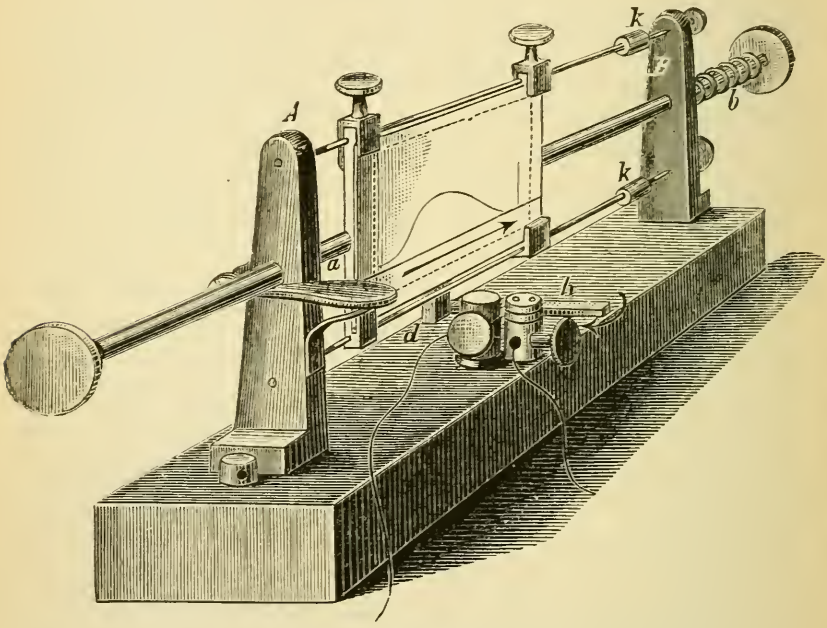


Fig. 32. Federmyographion von Du Bois-Reymond.

verfliesst. Man kann diese Messung mit dem in Fig. 21 abgebildeten Myographion vornehmen. Da es aber im vorliegenden Falle nicht auf die Form der Muskelcurve, sondern nur auf ihren Anfangspunkt ankommt, so hat Du Bois-Reymond dem Apparat eine einfachere Form gegeben, bei welcher die Zeichnung auf einer ebenen Platte geschieht, die durch Federkraft fortgeschnellt wird. Fig. 32 stellt den Apparat dar. Auf einer starken gusseisernen Schiene sind zwei kräftige Winkelstücke oder

Ständer aus Messing A und B befestigt. Ein leichter Messingrahmen nimmt die 160 mm lange, 50 mm breite Zeichenplatte aus polirtem Spiegelglas auf. Der Rahmen lässt sich mit möglichst wenig Reibung an zwei zwischen den Ständern parallel ausgespannten Stahldrähten verschieben. Der Abstand der Ständer ist etwas grösser als die doppelte Länge des Rahmens, sodass die Platte an dem Zeichenstift in ihrer ganzen Länge vorübergeht, wenn der Rahmen von Ständer zu Ständer verschoben wird. An den kurzen Seiten des Rahmens sind runde Stahlstäbe eingeschraubt, welche die von ihm zu durchlaufende Bahn an Länge übertreffen und ohne Reibung durch Löcher in den Ständern A und B gehen. Das Ende b des einen dieser Stäbe ist mit einer stählernen Sprungfeder umgeben. Wenn man sie zwischen dem Ständer B und einem Knopf am Ende des Stabes zusammendrückt, und so den Rahmen mit den Stäben von B nach A, dem Pfeil auf der Zeichenplatte entgegen, hintreibt, kommt ein Punkt, wo der am Ständer A sichtbare, nach oben federnde „Abzug" in eine entsprechende Kerbe des Stabes a eingreift und die Wiederausdehnung der Feder verhindert. Sie bleibt also gespannt, bis ein Druck auf den Abzug den Rahmen befreit, der nun mit einer von der Spannung der Feder abhängigen Geschwindigkeit den Drähten entlang in der Richtung von A nach B, wie es der Pfeil anzeigt, hinfliegt.

Um auf dieser Platte die Muskelzuckung aufzuzeichnen, befindet sich neben derselben ein Hebel mit einem Zeichenstift, wie wir ihn schon oben zur Aufzeichnung der Muskelhubhöhen und der elastischen Dehnungen benutzt haben. (S. Fig. 10, S. 25.) In der Fig. 32 ist dieser Theil fortgelassen, um die Platte deutlicher sichtbar zu machen. Während die Platte von A nach B hinfliegt, schlägt ein am untern Rande des Rahmens befindlicher Daumen d einen Hebel h fort und öffnet den Hauptstrom eines Inductoriums. Hierdurch entsteht in der secundären Rolle desselben ein Inductionsstrom, wel-

cher durch den Nerven fliesst und ihn reizt. Auf diese Weise ist bewirkt, dass der Nerv genau in dem Augenblick gereizt wird, wo die Glasplatte eine bestimmte Lage zu dem Zeichenstifte des Hebels einnimmt. Wenn wir die Glasplatte zuerst in diejenige Stellung bringen, in welcher der Daumen *d* eben den Hebel berührt, und dann eine Zuckung des Muskels bewirken, so zeichnet der durch die Zuckung gehobene Zeichenstift einen verticalen Strich, dessen Höhe die Hubhöhe des Muskels angibt. Bringen wir die Glasplatte wieder nach *A*, und lassen sie durch einen Druck auf den Abzug plötzlich mit grosser Geschwindigkeit nach *B* hinfliegen, so wird genau bei derselben Stellung der Glasplatte, wenn der Zeichenstift eben an jenem erst gezeichneten verticalen Strich steht, die Nervenreizung erfolgen. Die dadurch ausgelöste Muskelzuckung wird aber jetzt auf der schnell bewegten Glasplatte aufgezeichnet und wir erhalten statt des einfachen verticalen Strichs eine krumme Linie. Die Entfernung des Anfangspunktes von dem verticalen Strich ist der Ausdruck der Zeit, welche zwischen dem Moment der Reizung und dem Beginn der Muskelzuckung verfliesst.

In den frühern Versuchen am Myographion (S. 51) liessen wir den Reiz direct auf den Muskel wirken. Jetzt reizen wir statt dessen seinen Nerven. Wenn wir in diesem Falle unmittelbar hintereinander zwei Zuckungscurven zeichnen lassen, aber mit dem Unterschiede, dass der Nerv das eine mal an einer nahe dem Muskel gelegenen Stelle, das andere mal an einer weit entfernten Stelle gereizt wird, so erhalten wir auf der Platte des Myographions zwei Curven, welche sich ganz gleich sehen, aber sich doch nicht decken. Sie sind vielmehr in allen Theilen etwas gegeneinander verschoben, wie dies Fig. 33 darstellt.* Hier ist *abc* die zuerst bei Reizung einer

* Die Curven der Fig. 33 sind bei grösserer Bewegungsgeschwindigkeit der Glasplatte gezeichnet, weshalb sie gestreckter aussehen als die in Fig. 22 dargestellte und die auf der Glasplatte in Fig. 32 sichtbare.

nahe dem Muskel gelegenen Nervenstrecke gezeichnete Curve; sie ist, um sie von der andern unterscheiden zu können, mit kleinen Häkchen bezeichnet worden; $a' b' c'$ stellt die unmittelbar hinterher gezeichnete Curve dar, welche durch Reizung einer vom Muskel entfernten Nervenstrecke erhalten wurde. Wie man sieht, beginnt die zweite Curve in grösserer Entfernung von der verticalen Linie, d. h. von dem Moment der Reizung. Es ist also eine längere Zeit verflossen vom Moment der Reizung bis zum Beginn der letztern Muskelzuckung, als dies bei der erstern der Fall war. Dieser Unterschied kann offenbar nur davon herrühren, dass im letztern Falle die Erregung im Nerven eine längere Strecke zu

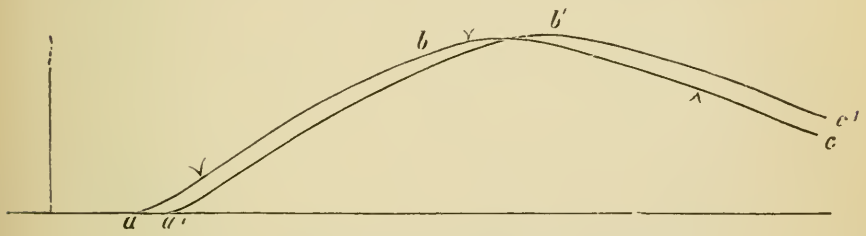


Fig. 33. Fortpflanzung der Erregung im Nerven.

durchlaufen hatte, sodass sie später im Muskel ankam und deshalb der Muskel später zu zucken begann.

Wir können diese Zeit messen, wenn wir die Geschwindigkeit, mit welcher die Platte sich bewegte, kennen. Dies kann mit grosser Genauigkeit dadurch geschehen, dass wir zugleich mit den Muskelzuckungen die Schwingungen einer Stimmgabel von bekannter Schwingungszahl auf der Platte aufzeichnen lassen. Aus dieser Zeit und dem Abstande der beiden gereizten Stellen des Nerven voneinander findet man die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Erregung im Nerven fortpflanzt. Helmholtz hat dieselbe nach seinen Versuchen am Froschnerven zu ungefähr 24 m in der Secunde berechnet. Sie ist übrigens keine ganz constante, sondern verändert sich mit der Temperatur, ist grösser bei höhern und kleiner bei niedern Temperaturen.

Man hat dieselbe auch beim Menschen bestimmt. Die unversehrte Haut des Menschen bietet dem Durchtritt elektrischer Ströme sehr grosse Widerstände. Diese werden erheblich verringert, wenn man die Haut da, wo ihr die Leitungsdrähte angelegt werden, gehörig durchfeuchtet. Auf diese Weise gelingt es, unter der Haut liegende Nerven zu erregen, besonders wenn dieselben oberflächlich gelagert sind. Reizt man einen und denselben Nerven an zwei Stellen seines Verlaufs, so hat man ganz gleiche Verhältnisse, wie wir sie eben beim Froschnerven geschildert haben. Um den Beginn der Muskelzuckung am unversehrten menschlichen Muskel zu bestimmen, setzt man auf den Muskel einen leichten Hebel auf, welcher durch die Verdickung des Muskels gehoben wird. Auf diese Weise sind von Helmholtz Versuche an den Daumenmuskeln angestellt worden. Der zugehörige Nerv *(nervus medianus)* kann in der Nähe des Handgelenkes und in der Nähe der Elnbeuge gereizt werden. Aus dem dabei auftretenden Zeitunterschied und der Entfernung der beiden gereizten Stellen ergab sich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung von 30 bis 33 m in der Secunde. Die höhere Ziffer im Vergleich zum Froschnerven erklärt sich aus der höhern Temperatur der menschlichen Nerven. In der That wurde die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bedeutend herabgesetzt, wenn der Arm durch aufgelegte Eisbeutel stark abgekühlt war.

Obige Berechnung ist unter der Voraussetzung gemacht worden, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit eine gleichförmige sei. Dies ist aber durch nichts bewiesen. Es ist vielmehr wahrscheinlich, dass die Fortpflanzung mit stetig verzögerter Geschwindigkeit geschehe. Man kann dies aus einem Versuche schliessen, welcher von H. Munk herrührt. Wenn man an einen langen Nerven drei Paar Drähte anlegt, das eine sehr dicht am Muskel, das zweite in der Mitte und das dritte ganz oben, und dann nacheinander drei Curven auf der Myographionplatte zeichnen lässt durch Reizung dieser drei Stellen, so sind die

drei Curven nicht gleich weit gegeneinander verschoben, vielmehr stehen die erste und zweite einander sehr nahe, während die dritte weiter von den beiden ersten entfernt ist. Es hat also die Erregung, um die doppelt so lange Strecke von dem obern Ende bis zum untern zu durchlaufen, mehr als die doppelte Zeit gebraucht, wie zur Durchlaufung der halben Strecke von der Mitte des Nerven bis zum untern Ende. Die einfachste Deutung, welche man von diesem Verhalten machen kann, ist die, dass die Erregung bei ihrer Fortpflanzung allmählich verzögert wird, ähnlich wie eine Billardkugel mit allmählich abnehmender Geschwindigkeit sich bewegt. Bei der Billardkugel ist diese Verzögerung durch die Reibung auf der Unterlage bedingt. Man kann daraus schliessen, dass auch im Nerven ein Widerstand der Leitung bestehe, welcher die Fortpflanzungsgeschwindigkeit allmählich verzögert. Ein solcher Widerstand der Leitung ist auch aus andern Gründen wahrscheinlich, auf welche wir später zurückkommen werden.

4. Wenn man den Nervenstamm mit elektrischen Schlägen reizt, so werden stets alle seine Fasern gleichzeitig erregt. Verfolgt man den Hüftnerven nach oben bis zu seinem Austritt aus der Wirbelsäule, so sieht man, dass er sich dort aus vier getrennten Zweigen, den sogenannten Wurzeln des Hüftgeflechtes, zusammensetzt. Man kann diese Würzelchen einzeln reizen, und sieht dabei Zuckungen auftreten; aber diese finden niemals im ganzen Bein, sondern stets nur in einzelnen Muskeln desselben statt, und zwar in verschiedenen je nach der Reizung der einzelnen Wurzeln. Da die Fasern, welche in den Wurzeln enthalten sind, später in dem Hüftnerven zusammen in einer Hülle verlaufen, so folgt aus dem eben beschriebenen Versuch, dass trotzdem die Reizung in den einzelnen Fasern isolirt bleibt und sich nicht auf die benachbarten Fasern überträgt. Dieser Satz ist ganz allgemein für alle peripherischen Nerven gültig.

Ueberall, wo man Fasern isolirt reizen kann, bleibt die Reizung in diesen Fasern und überträgt sich nicht auf benachbarte. Wir werden später sehen, dass solche Uebertragungen von einer Faser zur andern innerhalb der Centralorgane des Nervensystems vorkommen. Aber in diesen Fällen handelt es sich nicht um Nervenfasern, welche nebeneinander liegen, sondern welche in anderer, später zu beschreibender Weise physiologisch miteinander verbunden sind. In den peripherischen Nervenfasern bleibt die Reizung stets isolirt. Sie verhalten sich ähnlich wie elektrische Leitungsdrähte, welche mit isolirenden Hüllen umgeben sind. Man kann in der That einen solchen Nerven mit einem Bündel von Telegraphendrähten, welche durch Guttapercha oder eine andere Substanz vor der directen Berührung untereinander geschützt sind, vergleichen. Aber dieser Vergleich ist nicht so zu verstehen, als ob die Nervenfasern wirklich elektrisch isolirende Hüllen hätten: alle ihre Theile leiten die Elektricität. Die isolirte Leitung des Erregungsvorgangs in den Nervenfasern muss daher auf andere Weise zu Stande kommen. Wir werden später versuchen, eine Erklärung für sie zu geben.

5. Wenn wir den Nerven mit den Strömen des Inductoriums reizen, so sehen wir je nach der Stärke der Inductionsströme bald schwache, bald starke Zuckungen im Muskel auftreten. Verschiedene Nerven verhalten sich in dieser Beziehung ungleich, ja die Theile eines und desselben Nerven sind oft verschieden. Wir müssen deshalb annehmen, dass die Nerven in verschiedenem Grade empfänglich gegen den Reiz sind. Wir schreiben daher den Nerven verschiedene Grade der Erregbarkeit zu, und zwar um so grössere, je leichter sie durch Reize in Thätigkeit versetzt werden können. Um die Erregbarkeit eines Nerven oder einer bestimmten Nervenstelle zu messen, können wir zwei Wege einschlagen. Entweder wir benutzen stets einen und denselben Reiz

und beurtheilen die Erregbarkeit nach der Stärke der durch diesen Reiz hervorgerufenen Muskelzuckung; oder wir verändern den Reiz so lange, bis er gerade eine Muskelzuckung von bestimmter Stärke hervorruft. Im erstern Falle wird die Erregbarkeit um so höher geschätzt werden müssen, je stärker die durch den Reiz bewirkte Muskelzuckung ist. Im letztern Falle nennen wir die Erregbarkeit um so grösser, je schwächer der Reiz sein kann, welcher die Zuckung von bestimmter Stärke hervorruft. Jede dieser Methoden hat in ihrer praktischen Anwendung Vorzüge und Nachtheile. Die erstere ist im Stande, sehr geringe Veränderungen der Erregbarkeit deutlich sichtbar zu machen, aber sie kann dies nur innerhalb enger Grenzen; denn wenn die Erregbarkeit sinkt, so wird für einen bestimmten Reiz bald eine Grenze eintreten, bei welcher überhaupt keine Zuckung mehr erfolgt; und wenn die Erregbarkeit steigt, so wird der Muskel zum Maximum seiner Contraction kommen, über welches hinaus er sich nicht zusammenzuziehen vermag. Veränderungen unter und über diesen beiden Grenzpunkten werden also, solange der Reiz constant bleibt, sich der Beobachtung entziehen. Die andere Methode wird praktisch am besten so ausgeführt, dass man diejenige Stärke des Reizes aufsucht, welche gerade ausreicht, eine eben merkliche Zusammenziehung des Muskels zu bewirken. Sie setzt voraus, dass wir ein Mittel besitzen, die Stärke des Reizes nach Belieben abzustufen. Wenden wir Inductionsströme zur Reizung an, so kann diese Abstufung ganz allmählich geschehen durch Aenderung des Abstandes der secundären von der primären Rolle des Inductoriums. In dem in Fig. 16, S. 35, dargestellten Schlitteninductorium von Du Bois-Reymond ist deshalb die secundäre Rolle auf einem Schlitten befestigt, der sich in einer langen Bahn verschieben lässt. Wir benutzen diese Einrichtung in der Weise, dass wir die Entfernung der secundären Rolle von der primären aufsuchen, bei welcher eben merkbare Muskelcontraction

erfolgt, und dass wir diese Entfernung, welche auf einem in Millimeter abgetheilten Maassstabe abgelesen werden kann, oder die ihr entsprechende Stärke der reizenden Ströme als Maassstab für die Erregbarkeit ansehen.

6. Wenn wir einen eben präparirten möglichst frischen Nerven auf eine Reihe von Drahtpaaren legen und nacheinander in der eben beschriebenen Weise die Erregbarkeit für die verschiedenen Stellen des Nerven bestimmen, so finden wir in der Regel, dass die Erregbarkeit in den obern Partien des Nerven grösser ist als in den untern. Das Verhalten ist kein ganz regelmässiges. Nicht selten findet man in der Mitte des Nerven eine Stelle, welche reizbarer ist als die nächst obern und untern. In andern Fällen findet sich die grösste Erregbarkeit nicht unmittelbar am abgeschnittenen Ende, sondern in einiger Entfernung davon, sodass sie, wenn wir mit der Prüfung von oben nach unten fortschreiten, erst grösser wird und dann wieder abnimmt. Beobachten wir einen solchen Nerven einige Zeit, indem wir immer von 5 zu 5 Minuten die Erregbarkeit an den verschiedenen Stellen bestimmen, so sehen wir, dass sie sich besonders am obern Ende bald ändert. Sie nimmt ab und erlischt innerhalb einiger Zeit ganz: zuletzt sind von diesen obersten Theilen aus selbst mit den stärksten Strömen keine Muskelzuckungen mehr zu erlangen. Wir sagen dann, der Nerv sei an den obern Partien abgestorben. Dieses Absterben schreitet nach und nach im Nerven nach unten fort, sodass schliesslich nur noch von den dem Muskel allernächst gelegenen Theilen, und wenn wir länger warten, auch von diesen nicht mehr Zuckungen zu erhalten sind. Wenn der ganze Nerv abgestorben ist, so kann man meistens durch unmittelbare Reizung des Muskels noch längere Zeit Zuckungen hervorrufen. Der Muskel stirbt also später ab als der Nerv. Trotzdem ist auch am ganz frischen Nerv-Muskelpräparate der Muskel immer viel weniger erregbar als sein Nerv,

und es bedarf sehr viel stärkerer Reize, um den Muskel unmittelbar zu erregen, als mittelbar vom Nerven aus. Bei allen diesen Versuchen muss übrigens der Nerv sorgfältig vor Vertrocknung geschützt werden, weil sonst seine Erregbarkeit sich sehr schnell und in unregelmässiger Weise verändert.

Verfolgen wir das Absterben des Nerven an einer bestimmten Stelle etwa so, dass wir alle fünf Minuten die Erregbarkeit dieser Stelle messen, so sehen wir nicht etwa einfach ein allmähliches Absinken der Erregbarkeit von dem ursprünglichen Werthe bis zu vollständigem Erlöschen. Besonders wenn wir eine nicht zu nahe dem abgeschnittenen Ende gelegene Stelle in dieser Weise prüfen, zeigt sich in der Regel, dass die Erregbarkeit zuerst ansteigt, ein Maximum erreicht, auf diesem eine Zeit lang verweilt, und dann erst allmählich absinkend ganz erlischt. Je weiter die untersuchte Stelle von dem Querschnitt des Nerven entfernt ist, desto langsamer erfolgen alle diese Veränderungen: aber im wesentlichen sind sie überall gleich in ihrem Verlauf. Man kann hieraus schliessen, dass die obern Stellen des Nerven, welche unmittelbar nach der Präparation die höchste Erregbarkeit zu zeigen pflegen, eigentlich schon verändert sind. Wir können annehmen, dass die Veränderungen nahe dem Querschnitt sehr schnell verlaufen, sodass wir diese Stellen schon in dem Zustand zur Untersuchung bekommen, welcher bei den tiefern Stellen erst später eintritt, nämlich dem der gesteigerten Erregbarkeit. Diese Auffassung wird bestätigt durch folgenden Versuch: Wenn man an einer tiefern Stelle des Nerven die Erregbarkeit bestimmt und dann oberhalb derselben den Nerv durchschneidet, so steigt die Erregbarkeit an der geprüften Stelle, und zwar um so schneller, je näher ihr der Schnitt angelegt worden ist. Wir können jede tiefere Stelle künstlich unter dieselben Bedingungen bringen, unter denen für gewöhnlich nur die obern Theile des Nerven sich befinden, nämlich, dass sie nahe dem Querschnitt

sind. Wir können uns also vorstellen, dass von dem angelegten Querschnitt aus ein Einfluss sich geltend macht, welcher die Erregbarkeit des Nerven erst erhöht, dann verkleinert und schliesslich ganz vernichtet.* Ist diese Anschauung richtig, so müssen wir vermuthen, dass auch die hohe Erregbarkeit an den obern Stellen eines frisch präparirten Nerven nur Folge des angelegten Querschnitts ist. Wir können bei einem lebenden Frosch den Nerven mitsammt seinem Muskel frei präpariren bis zur Wirbelsäule hin, ohne ihn vom Rückenmark abzutrennen. Wenn wir einen solchen Nerven an seinen verschiedenen Stellen reizen, so finden wir nur geringe Unterschiede der Erregbarkeit, und es sind auch nicht gerade immer die obern Partien, welche die grösste Erregbarkeit zeigen.

Pflüger, welcher zuerst auf die Unterschiede der Erregbarkeit an den verschiedenen Stellen des Nerven aufmerksam gemacht hat, glaubte, dass die an einer Stelle des Nerven ausgeführte Reizung, indem sie sich durch den Nerven fortpflanzt, allmählich an Stärke gewinne; er nannte dies das lavinenartige Anschwellen der Erregung im Nerven. Dem widerspricht die Erfahrung über den Einfluss der Durchschneidung; denn in diesen Fällen sehen wir, dass die Wirkung der Reizung verstärkt wird durch das Abschneiden einer oberhalb gelegenen Strecke, obgleich dadurch die Länge der von der Reizung durchlaufenen Nervenstrecke ungeändert bleibt. Ja wir können sogar, wie schon oben angedeutet wurde, aus verschiedenen Gründen wahrscheinlich machen, dass die Erregung, indem sie sich durch den Nerven fortpflanzt, in demselben einen Widerstand findet und also nicht verstärkt, sondern vielmehr geschwächt werden muss.**

* Wie wir später (Kap. 13) erfahren werden, ist das obere, frisch abgeschnittene Ende des Nerven stets von einem schwachen, absteigend gerichteten Strom durchflossen, was aus Gründen, die im Kap. 8 auseinandergesetzt werden, gleichfalls zur Erhöhung der Erregbarkeit dieser Strecke beitragen muss.

** S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 3.

7. Wenn man eine und dieselbe Nervenstelle lange Zeit dauernd oder mit kurzen Pausen oft hintereinander reizt, so werden die Wirkungen nach einiger Zeit schwächer und bleiben zuletzt ganz aus. Lassen wir den Nerven dann für einige Zeit in Ruhe, so können wir von derselben Stelle aus wieder von neuem Zuckungen bewirken. Es ist aber zweifelhaft, ob dies als eine Ermüdung und Erholung des Nerven aufgefasst werden darf oder nur von der Ermüdung des Muskels abhängt. Macht man solche Versuche an Warmblütern und sorgt dafür, dass der Blutstrom in den Muskeln erhalten bleibt, sodass diese nur wenig ermüden und sich schnell erholen können, so tritt selbst bei sehr lang anhaltender Erregung der Nerven keine merkliche Ermüdung ein. Es ist auch noch nicht sicher festgestellt, ob dem thätigen Zustande chemische Veränderungen im Nerven entsprechen. Ueberhaupt wissen wir über die chemischen Vorgänge im Nerven noch sehr wenig. Einige Forscher behaupten, dass auch im Nerven, ähnlich wie im Muskel, bei der Thätigkeit eine Säure frei werde; doch wird dies von andern bestritten. Auch eine Wärmebildung im Nerven bei der Thätigkeit ist behauptet worden, aber sie ist gleichfalls zweifelhaft. Wenn überhaupt im Nerven chemische Processe vorgehen, so sind sie äusserst schwach und mit unsern jetzigen Hülfsmitteln nicht sicher nachweisbar. Da bei der Thätigkeit des Nerven wahrscheinlich Bewegungen der kleinsten Theilchen (Molekeln) stattfinden, die Gestalt desselben äusserlich aber ungeändert bleibt, also auch keine nennenswerthe mechanische Arbeit geleistet wird, so ist leicht erklärlich, weshalb diese Processe mit ausserordentlich schwachen Veränderungen seiner Bestandtheile bestritten werden können.

Die Geschwindigkeit des Absterbens und der damit verbundenen Veränderungen der Erregbarkeit ist, abgesehen von der Länge des Nerven, hauptsächlich von der Temperatur abhängig. Je höher dieselbe ist, desto schneller stirbt der Nerv ab; bei einer Temperatur von

44° C. schon in 10—15 Minuten, bei 75° C. in wenigen Secunden. Bei mittlerer Zimmertemperatur können die untern Enden eines lang herauspräparirten Hüftnerven 24 Stunden und länger erregbar bleiben. Austrocknung erhöht zuerst die Erregbarkeit, setzt sie dann aber schnell herab. Chemische Agentien, wie Säuren, Alkalien, Salze u. dgl. vernichten die Erregbarkeit um so schneller, je concentrirter sie sind. In destillirtem Wasser quillt der Nerv auf und wird schnell unerregbar. Deshalb gibt es für Salzlösungen gewisse Concentrationen, in welchen der Nerv länger erregbar bleibt als in verdünntern und stärkern Lösungen. Kochsalzlösung von 0,6 bis 0,8 Proc. z. B. ist fast unwirksam und erhält die Erregbarkeit eines eingetauchten Nerven etwa ebenso lange wie feuchte Luft. Auch reines, nicht saures Olivenöl kann als unschädlich angesehen werden. Man benutzt daher solche Flüssigkeiten, wenn man den Einfluss verschiedener Temperaturen oder anderer Stoffe, Gifte u. dgl. auf den Nerven untersuchen will. Wenn man diese Stoffe der verdünnten Kochsalzlösung zufügt und die Wirkung einer solchen Mischung mit der einer reinen Salzlösung vergleicht, kann man die Veränderungen bestimmen, welche durch den zugefügten Stoff im Nerven hervorgerufen werden.

ACHTES KAPITEL.

1. Elektrotonus; 2. Modificationen der Erregbarkeit; 3. Gesetz der Zuckungen; 4. Zusammenhang zwischen Elektrotonus und Erregung; 5. Leitung der Erregung im Elektrotonus; 6. Erklärung des Zuckungsgesetzes; 7. Allgemeines Gesetz der Nervenerregung.

1. Wir haben schon die Bemerkung gemacht, dass ein constanter elektrischer Strom, welcher durch den Nerven geleitet wird, denselben zu erregen vermag, dass aber

diese erregende Wirkung vorzugsweise im Moment der Schliessung und Oeffnung des Stromes, weniger während der Dauer desselben auftritt. Es war daher für unsere bisherigen Zwecke, den Vorgang der Erregung des Nerven zu studiren, vortheilhafter, sich der Inductionsströme zu bedienen, bei denen wegen ihrer kurzen Zeitdauer Schliessung und Oeffnung, Beginn und Ende gleichsam unmittelbar aneinander gedrängt sind. Ohne uns vorerst auf die Frage einzulassen, warum die erregende Wirkung des Stromes während seiner gleichmässigen Dauer geringer ist als bei der Schliessung und Oeffnung, wollen wir jetzt untersuchen, ob die elektrischen Ströme, welche durch den Nerven geleitet werden, nicht noch in anderer Weise, abgesehen von der erregenden Wirkung, auf den Nerven einwirken können.

Stellen wir uns vor, wir leiten einen solchen Strom durch einen Theil des Nerven. Im Moment der Schliessung zuckt der zugehörige Muskel und beweist dadurch, dass in dem Nerven etwas vorgegangen ist, was wir eben mit dem Namen „Erregung" bezeichnet haben. Jetzt, während der Strom dauernd durch den Nerven fliesst, ist der Muskel vollkommen ruhig, und auch am Nerven ist keine Veränderung sichtbar. Dennoch lässt sich nachweisen, dass der elektrische Strom im Nerven eine durchgreifende Veränderung hervorgebracht hat und zwar nicht nur in dem Theile des Nerven, durch welchen der Strom fliesst, sondern auch in den angrenzenden, oberhalb und unterhalb des elektrischen Stromes gelegenen Nervenstrecken. Dieser Nachweis ist um so wichtiger, als er uns Beziehungen zwischen den im Nerven waltenden Kräften und den elektrischen Strömungsvorgängen aufdeckt, welche für das Verständniss der Nerventhätigkeit von grosser Bedeutung geworden sind.

Auf dem Punkt, bis zu welchem unsere Kenntniss jetzt angelangt ist, können wir noch nicht alle Veränderungen verstehen, welche im Nerven unter der Einwirkung elektrischer Ströme vorgehen. Wir wollen deshalb vorerst

nur eine Art derselben besprechen, nämlich die Veränderungen der Erregbarkeit. Die Fähigkeit des Nerven, durch Reize in den thätigen Zustand versetzt zu werden, ist die einzige, bisher von uns studirte seiner Lebensäusserungen. Nach dem, was wir im vorigen Kapitel gelernt haben, ist sie quantitativ bestimmbar. Der Versuch lehrt, dass die Erregbarkeit durch elektrische Ströme verändert werden kann. Wenn man einen Theil eines Nerven über zwei Drähte legt und einen elektrischen Strom durch diesen Theil leitet, so zeigt sich, dass nicht

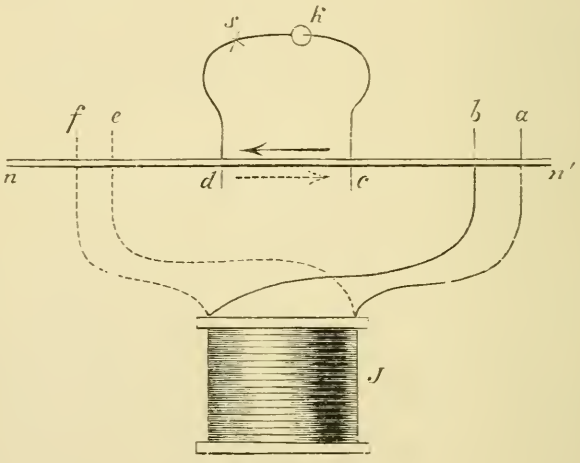


Fig. 34. Elektrotonus.

blos die vom Strome durchflossene Strecke, sondern auch die ausserhalb gelegenen Strecken Veränderungen ihrer Erregbarkeit erleiden. Um diese zu studiren, denken wir uns an den Nerven nn' (Fig. 34) mehrere Paare von Drähten angelegt; das Drahtpaar cd dient zur Zuleitung eines constanten Stroms; mit Hülfe einer geeigneten Vorrichtung können wir den Strom stärker oder schwächer machen und mittels eines Schlüssels bei s schliessen und unterbrechen. Durch eine andere Strecke, z. B. ab, leiten wir die Ströme des Schlitteninductoriums und suchen diejenige Stellung der secundären Rolle auf,

bei welcher der Muskel schwache, aber deutliche Zuckungen zeigt. Während dieser Reiz in *a b* constant andauert, schliessen und unterbrechen wir den Strom in *c d*. Ist dieser Strom von *c* nach *d* gerichtet, so wird die Wirkung des Reizes in der Strecke *a b* geschwächt, sobald wir den Strom schliessen, und erlangt wieder ihre frühere Stärke, sobald wir den Strom unterbrechen. In diesem Falle wurde also durch den Einfluss des in der Strecke *c d* fliessenden constanten Stromes die Erregbarkeit in der benachbarten Strecke *a b* herabgesetzt oder vermindert. Kehren wir den constanten Strom um, sodass er von *d* nach *c* fliesst, so sehen wir umgekehrt, dass die Wirkung des Reizes *a b* grösser ist, wenn der Strom geschlossen wird, und wieder zu ihrer frühern Stärke zurückkehrt, wenn der constante Strom unterbrochen wird. Die Wirkung des Stromes zeigt sich also in diesem Falle als eine die Erregbarkeit erhöhende. Verbinden wir jetzt die Drähte *e f* mit der secundären Rolle des Inductoriums und reizen abermals so, dass schwache, aber deutliche Zuckungen auftreten, so werden diese verstärkt, wenn der Strom in der Strecke *c d* von *c* nach *d* hinfliesst, dagegen geschwächt, wenn er die entgegengesetzte Richtung hat. In diesen beiden Versuchsreihen war das eine mal der Reiz oberhalb, das andere mal unterhalb des constanten Stromes angebracht.* Beide Fälle zeigen etwas Uebereinstimmendes. Sobald nämlich der Reiz sich an der Seite der positiven Elektrode oder Anode, durch welche der Strom in den Nerven eintritt, befand, wurde in beiden Fällen die Erregbarkeit herabgesetzt. Wenn aber der Reiz auf der Seite der negativen Elektrode oder Kathode, durch welche der Strom durch den Nerven austritt, sich befand, wurde die Erregbarkeit erhöht.

* Die Ausdrücke „oberhalb“ und „unterhalb“ sind so zu verstehen, dass der Muskel, zu welchem der Nerv geht, stets als „unten“ befindlich angesehen wird.

Diese Erregbarkeitsveränderungen durch den constanten Strom lassen sich in der ganzen Länge des Nerven nachweisen; aber sie sind am stärksten in unmittelbarer Nachbarschaft der vom Strom durchflossenen Strecke und nehmen von den Elektroden nach oben und nach unten zu allmählich ab. Ob auch innerhalb der Elektroden eine Veränderung der Erregbarkeit vorgeht, ist schwieriger festzustellen. Doch gelingt es, namentlich bei Anwendung nicht elektrischer Reize, zu zeigen, dass je nach der Stelle, an welcher wir reizen, gleichfalls einander entgegengesetzte Veränderungen eintreten. Befindet sich der Reiz nahe der Anode, so ist die Erregbarkeit herab-

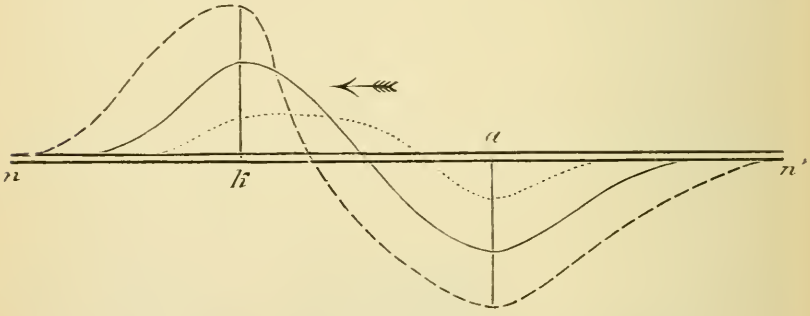


Fig. 35. Elektrotonus bei verschiedenen Stromstärken.

gesetzt, in der Nähe der Kathode ist sie erhöht; zwischen beiden befindet sich ein Punkt, wo unter dem Einfluss des constanten Stromes keine merkliche Veränderung der Erregbarkeit stattfindet.

Wir können alle diese einzelnen Erfahrungen in den Satz zusammenfassen, dass ein Nerv, welcher in einem Theile seiner Länge von einem constanten Strom durchflossen wird, seiner ganzen Länge nach in einen veränderten Zustand geräth, der sich durch Veränderungen seiner Erregbarkeit zu erkennen gibt. In einem Theil des Nerven und zwar an der Anodenseite ist die Erregbarkeit herabgesetzt, in dem Theil des Nerven, der der Kathodenseite entspricht, ist die Erregbarkeit erhöht.

Wir bezeichnen diesen veränderten Zustand als Elektrotonus des Nerven; zur Unterscheidung nennen wir den Zustand an der Anodenseite Anelektrotonus, den an der Kathodenseite Katelektrotonus. Wo Anelektrotonus und Katelektrotonus aneinandergrenzen, findet sich zwischen den Elektroden ein Punkt, in welchem die Erregbarkeit gar nicht verändert wird, wir nennen ihn den Indifferenzpunkt. Der Indifferenzpunkt liegt nicht immer genau in der Mitte zwischen den Elektroden, sondern seine Lage hängt von der Stärke des angewandten Stromes ab. Bei schwachen Strömen liegt er näher der Anode, bei starken näher der Kathode, und bei einer gewissen mittlern Stromstärke genau in der Mitte zwischen beiden.

Wir können dieses Verhalten des Nerven im elektrotonischen Zustande anschaulich machen durch eine Darstellung, wie sie in Fig. 35 gegeben ist. nn' bedeutet hier den Nerven, a die Anode und k die Kathode. Der Strom hat also im Nerven die durch den Pfeil angedeutete Richtung. Um die Veränderung anzuzeigen, welche die Erregbarkeit an einem bestimmten Punkte des Nerven erfährt, denken wir in diesem Punkte eine Linie lothrecht auf die Längsrichtung des Nerven errichtet und machen die Linie um so länger, je stärker die Veränderung ist. Um anzuzeigen, dass die Veränderungen der Anodenseite im entgegengesetzten Sinne erfolgen, wie an der Kathodenseite, ziehen wir die Linien an der Anodenseite nach abwärts, an der Kathodenseite nach aufwärts. Indem wir die Köpfe dieser Linien miteinander verbinden, erhalten wir eine krumme Bahn oder Curve, welche die Veränderung an jedem Punkte bildlich darstellt. Von den drei Curven stellt die mittlere ausgezogene das Verhalten für einen mittelstarken Strom dar; die gestrichelte Curve entspricht einem starken Strom, und die punktirte einem schwachen. Wir sehen an den Curven, dass die Veränderungen um so bedeutender sind, je stärker der Strom ist, dass an den Elektrodenstellen

selbst die Veränderungen am stärksten ausgeprägt sind, und dass endlich der Indifferenzpunkt für die verschiedenen Stromstärken eine verschiedene Lage innerhalb der Elektroden hat.

2. Ausser diesen Veränderungen der Erregbarkeit, welche während der Dauer eines denselben durchfliessenden constanten Stromes beobachtet werden, lassen sich noch andere nachweisen, welche unmittelbar nach der Oeffnung des Stromes zur Erscheinung kommen. In der That kehrt die durch den Elektrotonus veränderte Erregbarkeit nicht sofort zu ihrem normalen Werthe zurück, sobald der Strom unterbrochen wird, sondern erst nach einiger Zeit. Die Dauer dieser nach Oeffnung des Stromes zu beobachtenden Erregbarkeitsveränderungen ist um so grösser, je stärker der Strom war und je länger er gedauert hat. Diese Veränderungen, welche man, zum Unterschiede von den elektrotonischen, Modificationen der Erregbarkeit nennt, sind nicht einfach eine Fortdauer des elektrotonischen Zustandes, vielmehr sind sie zum Theil vollkommen von denselben verschieden. Wenn wir z. B. eine Stelle untersuchen, welche in der Nähe der Anode liegt, wo also während der Dauer des Stromes die Erregbarkeit herabgesetzt ist, so finden wir unmittelbar nach der Oeffnung eine gesteigerte Erregbarkeit, und erst nach dieser stellt sich die ursprüngliche normale Erregbarkeit wieder her. Ebenso wird in der Gegend der Kathode die Erregbarkeit bei Oeffnung des Stromes vorübergehend für kurze Zeit vermindert, dann wieder vermehrt und kehrt erst allmählich zur Norm zurück. Die Dauer dieser Modificationen beträgt in der Regel nur Bruchtheile einer Secunde. Hat der constante Strom lange Zeit im Nerven bestanden, so können dieselben sich auch unter mehrfachem Wechsel von Erhöhung und Abnahme der Erregbarkeit längere Zeit hindurch erhalten. Sie sind wegen ihrer Flüchtigkeit schwer zu beobachten und festzustellen. Der Wechsel

der Zustände, welcher beim Oeffnen des Stromes im Nerven vorgeht, kann übrigens zu Erregungen in demselben führen, sodass man zuweilen beim Oeffnen eines längere Zeit im Nerven vorhanden gewesenen Stromes eine Reihe von Zuckungen oder einen förmlichen Tetanus beobachtet, welcher unter dem Namen des Oeffnungstetanus oder Ritter'schen Tetanus schon lange bekannt ist.

3. Wenn man einen eine Strecke des Nerven durchfliessenden constanten Strom abwechselnd schliesst und öffnet, so fällt es auf, dass die Erregung scheinbar ganz regellos bald bei der Schliessung, bald bei der Oeffnung des Stromes, zuweilen auch in beiden Fällen auftritt. Eine genauere Untersuchung hat aber gezeigt, dass hierbei ganz bestimmte Gesetze obwalten, wenn man nur auf die Stärke des Stromes und seine Richtung im Nerven Rücksicht nimmt. Wir wollen diese Erscheinungen zunächst für den frischen Nerven untersuchen, und da wir früher gesehen haben, dass die Zustände im Nerven in unmittelbarer Nähe des abgeschnittenen Endes sich sehr schnell verändern, so wollen wir die Untersuchung an einer tiefgelegenen Strecke eines frischen, möglichst lang herauspräparirten Nerven beginnen. Zu diesem Behufe ist es vor allen Dingen nothwendig, ein bequemes Verfahren zu besitzen, um die Stärke des anzuwendenden Stromes nach Belieben abzustufen. Am besten geschieht dies nach einer Methode, welche sich auf die sogenannte Vertheilung der Ströme in verzweigten Leitern stützt. Wird der elektrische Strom durch einen Leiter geführt, der sich an irgendeiner Stelle in zwei Zweige spaltet, so theilt sich der Strom. Die Stärke der Stromantheile in diesen beiden Zweigen ist aber nicht immer gleich, sondern die Stromstärken in den Zweigen verhalten sich umgekehrt wie die Leitungswiderstände dieser Zweige. Denken wir uns in den einen Zweig den Nerven eingeschaltet, und verändern wir den Widerstand des andern Zweigs, so wird dadurch, ohne dass an der Leitung, die

den Nerven enthält, etwas geändert wird, die Stromstärke im Nerven verändert: sie muss wachsen, wenn wir den Widerstand des andern Zweigs vermehren, und abnehmen, wenn wir den Widerstand jenes Zweigs vermindern.

Da der Widerstand eines Drahtes seiner Länge proportional ist, so genügt es, die eine Leitung aus einem Draht herzustellen, dessen Länge auf irgendeine Weise verändert werden kann. Dies geschieht am einfachsten, indem man den Draht geradlinig ausspannt und auf ihm einen Schieber bewegt, sodass man beliebige Längen des

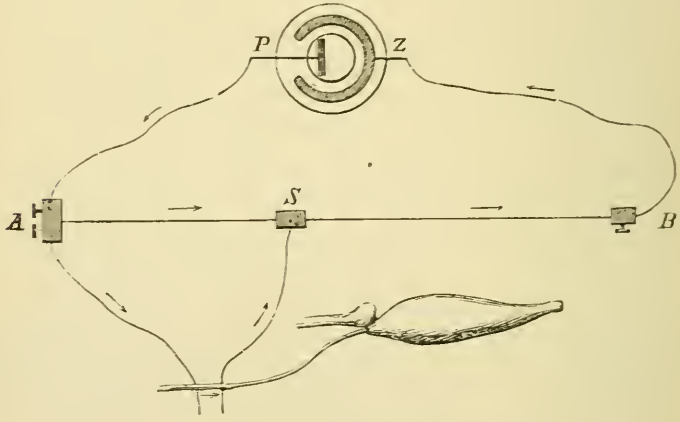


Fig. 36. Rheochord.

Drahtes in die Leitung einzuschalten im Stande ist. Ein solcher Draht führt den Namen Rheochord.* Ein solches Rheochord, einfachster Art, stellt Fig. 36 dar. Der Strom der Kette PZ durchfliesst den Draht AB. Von A geht eine Zweigleitung zum Nerven und kehrt von da zum Schieber S, welcher auf dem Draht AB gleitet, zurück. Der durch den Nerven gehende Strom-

* Von Rheos (griech.), Strom, und Chorde, Saite, weil der Strom durch einen saitenartig ausgespannten Draht geht.

zweig wird stärker oder schwächer, je nachdem man den Schieber von A entfernt oder A nähert.

Mittels eines solchen Rheochords gelingt es leicht, die Ströme im Nerven so schwach zu machen, dass sie gar keine Wirkung ausüben. Verstärkt man sie ganz allmählich, so sieht man am frischen Nerven ausschliesslich zu allererst eine Zuckung bei Schliessung des Stromes auftreten, und zwar gleichgültig, welche Richtung der Strom im Nerven hat. Um diese Richtung deutlich bezeichnen zu können, ist man übereingekommen, einen Strom, der im Nerven vom centralen zu dem mehr peripherischen Theil hinfliesst, einen absteigenden, den entgegengesetzt gerichteten Strom einen aufsteigenden zu nennen.

Aufsteigende und absteigende Ströme geben also, wenn sie schwach sind, stets nur Schliessungszuckung. Verstärkt man den Strom, so treten allmählich auch die Oeffnungszuckungen auf und zwar zuerst für den absteigenden, dann bei weiterer Verstärkung auch für den aufsteigenden Strom. Schliesslich sind alle vier Zuckungen gleich stark. Wenn man aber den Strom noch weiter verstärkt, so werden zwei von diesen vier Zuckungen wieder schwächer, und zwar für den aufsteigenden Strom die Schliessungszuckung, für den absteigenden Strom die Oeffnungszuckung, und schliesslich findet man eine Stromstärke, bei welcher diese ganz ausbleiben und man nur noch Zuckungen bei Schliessung des absteigenden und bei Oeffnung des aufsteigenden Stromes erhält. Man bezeichnet diese Erscheinungen, welche die Abhängigkeit der Erregung des Nerven von der Stärke und Richtung des Stromes darthun, mit dem Namen des Gesetzes der Zuckungen. Wir wollen dieses Gesetz in folgender Tabelle darstellen, wobei S Schliessung, O Oeffnung, Z Zuckung und R Ruhe (d. h. keine Zuckung) bedeutet und die Pfeile die Richtung des Stromes andeuten.

Gesetz der Zuckungen für den frischen Nerven.

	Schwacher Strom.		Mittelstarker Strom.		Starker Strom.	
↓	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. Z.	O. R.
↑	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. R.	O. Z.

Sobald der Nerv abstirbt, verändern sich auch die Erscheinungen des Zuckungsgesetzes. Wenn man bei einem frischen Nerven schwache Ströme anwendet, welche bei beiden Richtungen nur Schliessungszuckungen geben, und dann, ohne an den Strömen etwas zu ändern, nur von Zeit zu Zeit ihre Wirkung auf den Nerven prüft, so sieht man nach und nach auch die Oeffnungszuckungen hervortreten, zuerst schwach und nur für den absteigenden Strom, dann auch für den aufsteigenden. Die Oeffnungszuckungen werden allmählich immer stärker, bis sie den Schliessungszuckungen vollkommen gleich geworden sind. Dieser Zustand erhält sich längere Zeit, dann werden die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stromes und die Oeffnungszuckung des absteigenden Stromes schwächer und verschwinden zuletzt ganz, sodass der absteigende Strom nur Schliessungszuckung und der aufsteigende nur Oeffnungszuckung gibt. Dieser Zustand erhält sich, bis die Erregbarkeit der untersuchten Stelle vollkommen erlischt, wobei die Zuckungen allmählich immer schwächer werden und zuletzt ganz verschwinden. Man kann auch dieses Zuckungsgesetz für den absterbenden Nerven in Tabellenform darstellen, wobei wir drei Stadien der Erregbarkeit unterscheiden, die Bezeichnungen im übrigen in demselben Sinne, wie in der vorigen Tabelle gebrauchen.

Zuckungsgesetz für den absterbenden Nerven.
(Bei Anwendung schwacher Ströme.)

	I. Stadium.		II. Stadium.		III. Stadium.	
↓	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. Z.	O. R.
↑	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. R.	O. Z.

Es muss sofort auffallen, dass diese beiden für verschiedene Fälle gefundenen Zuckungsgesetze vollkommen übereinstimmen. Die Reihenfolge der Erscheinungen beim Absterben des Nerven und Anwendung schwacher Stromstärken ist dieselbe, wie wir sie am frischen Nerven durch allmähliche Verstärkung des Stromes hervorrufen können. Mit andern Worten, wenn wir einen Nerven mit schwachen, stets unverändert bleibenden Strömen reizen, so wirken diese nach einiger Zeit gerade so, wie mittelstarke Ströme beim frischen Nerven, und nach noch längerer Zeit so, wie starke Ströme beim frischen Nerven gewirkt haben würden. Um dies zu verstehen, müssen wir uns dessen erinnern, was wir über die Veränderungen der Erregbarkeit beim Absterben des Nerven erfahren haben. Wir fanden damals, dass die Erregbarkeit anfangs steigt, ein Maximum erreicht und dann wieder abnimmt. Reizen wir einen frischen Nerven mit Strömen von einer gewissen, aber geringen Stärke, und wiederholen dies nach Verlauf einiger Zeit, wenn seine Erregbarkeit gestiegen ist, so müssen offenbar diese schwachen Ströme schon wie stärkere wirken, und wenn die Erregbarkeit noch weiter gestiegen ist, sogar wie ganz starke.* Die Ausdrücke schwache, mittelstarke und

* In der Elektricitätslehre wie in der Elektrotechnik misst man die Stromstärken nach absolutem Maass, ähnlich wie man Längen nach Metern, Gewichte nach Grammen messen kann.

starke Ströme haben demnach keine unbedingte, für alle Nerven gleiche Bedeutung, sondern sind immer nur in Beziehung zur Erregbarkeit des Nerven zu verstehen. Was für den einen Nerven ein schwacher Strom ist, kann für einen andern, dessen Erregbarkeit sehr viel höher ist, offenbar schon als starker wirken. Ebenso wie zwei verschiedene Nerven verhält sich auch ein und derselbe Nerv zu verschiedenen Zeiten, wenn inzwischen seine Erregbarkeit bedeutende Aenderungen erlitten hat. Danach kann es also keine Schwierigkeit haben, zu verstehen, wie bei dem allmählichen Steigen der Erregbarkeit die Wirkungen der schwachen Ströme allmählich denen der mittelstarken und starken gleich werden. Nur eins muss auffallen. Da die Erregbarkeit, nachdem sie ihren Höhepunkt erreicht hat, wieder zu sinken beginnt, ehe sie ganz erlischt, so sollte man vermuthen, dass dieselben Ströme, welche auf dem Höhepunkt der Erregbarkeit wie starke gewirkt haben, nun wieder als mittelstarke, dann als schwache wirken, ehe sie ganz unwirksam werden. Man sollte also glauben, dass dem dritten Stadium der Erregbarkeit, in welchem eine Schliessungszuckung des absteigenden und Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes beobachtet wird, noch ein viertes und fünftes Stadium folgen müssten, von denen das vierte dem zweiten, und das fünfte dem ersten gleich wären. Dies ist auch in der That von einigen Beobachtern angegeben worden, kommt aber in der Regel nicht vor. Um dies zu erklären, hat man angenommen, dass die Abnahme der Erregbarkeit im Nerven nach Erreichung ihres Höhepunkts nur eine scheinbare ist. Bei der von uns angewandten Versuchsweise reizen wir niemals einen einzelnen Querschnitt des Nerven, sondern immer eine längere Strecke; die von

---

Die Einheit der Stromstärke ist das Ampère. In unserm Falle haben wir es mit der Reaction des Nerven auf die Einwirkung des Stromes zu thun; diese ist nicht blos von der Stromstärke, sondern auch von dem Zustand des Nerven abhängig.

uns gemessene Erregbarkeit ist deshalb in Wirklichkeit nur das Mittel aus den Erregbarkeiten der einzelnen Stellen der gereizten Strecke. Wir können dann ferner annehmen, dass die Erregbarkeit eines jeden Punktes, wenn sie ihren Höhepunkt erreicht hat, sehr schnell, fast augenblicklich ganz vernichtet wird. Da dies aber an den höhern Punkten früher als an den tiefern geschieht, so wird es die Folge haben, dass die erregte Strecke von oben nach unten hin allmählich in einen unwirksamen, aber die Elektricität noch leitenden Faden verwandelt wird. Die Erregung wird in Wirklichkeit nur in der untern Abtheilung der Strecke stattfinden, und diese wird sich, solange sie überhaupt noch auf die Erregung reagirt, stets auf dem Höhepunkt ihrer Erregbarkeit befinden müssen.*

4. Wir haben bei diesen Untersuchungen über das Zuckungsgesetz immer nur die Schliessung und Oeffnung des Stromes beachtet, dagegen die Zeit, während welcher der Strom constant im Nerven floss, ganz unbeachtet gelassen. Sehr häufig bleibt auch der Nerv während dieser Zeit unerregt. Doch beobachtet man zuweilen, besonders bei mittelstarken Strömen, auch während der Dauer des Stromes eine stetige Erregung, welche sich im Muskel als Tetanus zu erkennen gibt. Der aufsteigende und der absteigende Strom verhalten sich in dieser Beziehung nicht ganz gleich. Der letztere gibt bei höherer Stromstärke noch leicht Tetanus, während der aufsteigende es nur bei minderstarken Strömen zu thun im Stande ist. Immer aber ist dieser Tetanus ein schwacher, und nicht zu vergleichen mit demjenigen, welchen man durch häufig wiederholte einzelne Reizungen, z. B. mit Inductionsschlägen oder durch häufig wiederholtes Schliessen und Oeffnen eines Stromes erzeugen kann. Wir sehen also, dass zur starken Erregung des Nerven veränderliche

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 4.

Ströme geeigneter sind als constante. Inductionsströme, welche nur ausserordentlich kurze Zeit dauern, können wir gleichsam betrachten wie constante Ströme, die unmittelbar nach der Schliessung gleich wieder geöffnet werden. Auch mit constanten Strömen können wir in der That sicher und zuverlässig Zuckungen erregen, wenn wir sie durch eine geeignete Vorrichtung für kurze Zeit schliessen und gleich wieder öffnen. Aus den Erfahrungen beim Zuckungsgesetz geht aber hervor, dass die Schliessung allein oder die Oeffnung allein unter Umständen genügen kann, um Zuckungen hervorzubringen. Da wir wissen, dass durch die Schliessung des Stromes der Nerv in einen veränderten Zustand geräth, welchen wir als Elektrotonus bezeichnet haben, und welcher nach dem Oeffnen des Stromes, wenn auch nicht sofort, so doch nach kurzer Zeit in den natürlichen Zustand zurückkehrt, so können wir die Vermuthung aufstellen, dass die Erregung des Nerven dadurch zu Stande kommt, dass der Nerv aus dem natürlichen Zustande in den elektrotonischen oder aus diesem in seinen natürlichen zurückgeführt wird. Nun haben wir aber gesehen, dass der Nerv beim Elektrotonus in zwei voneinander getrennte Hälften zerfällt, deren Zustände offenbar verschieden sein müssen; denn in dem einen, dem Katelektrotonus, ist die Erregbarkeit erhöht, in dem andern, dem Anelektrotonus, ist sie herabgesetzt. Es wäre also möglich, dass in Bezug auf die Erregung diese beiden Zustände sich nicht gleich verhalten. In der That hat Pflüger aus den Thatsachen des Zuckungsgesetzes die Folgerung abgeleitet, dass die Erregung nur zu Stande komme durch den Beginn des Katelektrotonus und durch das Aufhören des Anelektrotonus.* Unter dieser Voraussetzung ist man im Stande,

* Bei langen, parallelfaserigen Muskeln lässt sich die Thatsache, dass die Erregung bei der Schliessung nur an der Kathode, bei der Oeffnung nur an der Anode eintritt, unmittelbar beobachten.

es verständlich zu machen, warum bei Schliessung und Oeffnung von Strömen zuweilen Zuckungen auftreten und anderemale ausbleiben. Um jedoch diese Erklärung des Zuckungsgesetzes ganz zu verstehen, müssen wir die Erscheinungen des Elektrotonus noch etwas genauer verfolgen, als dies bereits geschehen ist.

5. Wir haben gefunden, dass während der Schliessung eines Stromes die Erregbarkeit an der Seite der Kathode erhöht, an der Seite der Anode herabgesetzt ist. So

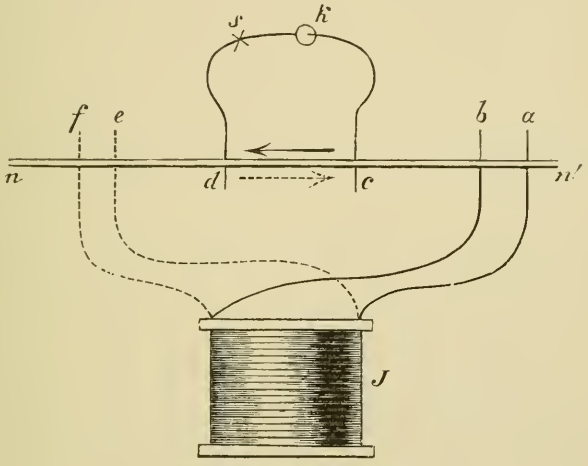


Fig. 37. Elektrotonus.

leicht es auch ist, dieses Gesetz mit schwachen und mittelstarken Strömen nachzuweisen, so schwierig wird es zuweilen, wenn der elektrotonisirende Strom stark ist. Stellen wir uns wieder vor, der Nerv nn' (Fig. 37) werde in cd von einem aufsteigenden Strome durchflossen und oberhalb der durchflossenen Strecke in ef gereizt. Wir setzen also voraus, dass bei n' der Muskel sei, während wir früher auf diesen Umstand keine Rücksicht genommen haben. Die Reizung befindet sich an der Seite der Kathode. Es müsste also eine Erhöhung der Erregbarkeit stattfinden. Mit schwachen oder mittelstarken

elektrotonisirenden Strömen ist diese deutlich wahrnehmbar. Wird aber ein stärkerer elektrotonisirender Strom angewandt, so beobachten wir keine Zunahme der Erregbarkeit, ja bei hinreichend starken Strömen hört jede Möglichkeit, von *c f* aus den Muskel zur Zusammenziehung zu veranlassen, ganz auf. Hat nun hier das Gesetz der elektrotonischen Veränderungen der Erregbarkeit eine Ausnahme? Es wäre voreilig, das aus dem vorliegenden Versuche zu schliessen. Damit die Wirkung der Erregung der katelektrotonischen Strecke *c f* am Muskel sichtbar werde, muss die Erregung durch die intrapolare und die unterhalb derselben gelegene anelektrotonische Strecke des Nerven hindurch, und es wäre denkbar, dass dieser Fortpflanzung der Erregung durch den starken Anelektrotonus, der hier stattfindet, ein unübersteigliches Hinderniss bereitet würde. Dass diese Erklärung richtig ist, lässt sich in der That nachweisen. Kehren wir den Strom um, sodass er jetzt absteigend im Nerven fliesst, so wird die Reizung der Stelle *a b* stets erhöhte Erregbarkeit nachweisen, so stark der Strom auch sein möge. Die Stelle *a b* befindet sich aber jetzt genau unter denselben Bedingungen, wie vorher die Stelle *c f*. Es ist an und für sich sehr unwahrscheinlich, dass der Nerv sich in zwei solchen ganz gleichen Fällen verschieden verhalten sollte. Der Unterschied in beiden Fällen besteht eben nur darin, dass im letztern die von uns untersuchte katelektrotonische Stelle unmittelbar an den Muskel grenzt, dass also ihre Erregbarkeitsverhältnisse unmittelbar vom Muskel angezeigt werden können, während in dem erst untersuchten Falle die Erregbarkeitsverhältnisse der Strecke *c f*, um sich am Muskel zu zeigen, erst eine Leitung durch die anderweitig veränderten Strecken der Anodengegend erforderlich machten. Wir können ferner nachweisen, dass in der That die Leitung durch einen elektrotonisirten Nerven mit veränderter Geschwindigkeit erfolgt. In der katelektrotonischen Strecke ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wenig verändert,

vielleicht um ein Geringes erhöht: in der anelektrotonischen Strecke dagegen ist sie stets bedeutend herabgesetzt. Wir dürfen daraus schliessen, dass der Anelektrotonus nicht blos die Erregbarkeit herabsetzt, sondern auch die Fortpflanzung der Erregung erschwert, und dass bei starkem Anelektrotonus eine vollständige Behinderung der Fortpflanzung stattfindet.

6. Auf diese Weise ist aber nicht blos jene scheinbare Ausnahme von dem elektrotonischen Gesetze hinreichend erklärt, sondern wir können auch verstehen, warum starke aufsteigende Ströme bei der Schliessung keine Zuckung geben. Wir wissen, dass ein aufsteigender Strom die obere Hälfte des Nerven in Katelektrotonus, die untere Hälfte in Anelektrotonus versetzt. Nach der Pflüger'schen Annahme findet die Erregung nur an der Stelle, wo Katelektrotonus eintritt, statt: bei der Schliessung eines aufsteigenden Stromes also in der obern Hälfte des Nerven. Damit diese Erregung zum Muskel gelange, muss sie die untere Hälfte des Nerven passiren, und da diese sich in starkem Anelektrotonus befindet, bietet sie ein Hinderniss für die Fortleitung der Erregung. Die in der obern Hälfte stattgefundene Erregung kann deshalb nicht zum Muskel gelangen, und die Schliessungszuckung muss ausbleiben.

Um die entsprechende Vorstellung auf den Fall der Oeffnung eines absteigenden Stromes anzuwenden, müssen wir noch eine Hülfshypothese machen, nämlich dass die beim Verschwinden des Katelektrotonus auftretende starke Modification, welche die Erregbarkeit beträchtlich herabsetzt, gleichfalls mit einer Behinderung der Leitung verbunden ist. Messungen der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in diesem Zustand sind wegen der kurzen Dauer der Modification schwer auszuführen. Die Analogie der negativen Modification mit dem Anelektrotonus, welche beide die Erregbarkeit herabsetzen, spricht aber für die Annahme, dass bei der negativen Modification auch die

Leitung behindert sei. Und diese Annahme wird gestützt durch eine Erfahrung, welche man häufig bei Oeffnungszuckungen durch mittelstarke absteigende Ströme macht. Diese Zuckung tritt nämlich auffallend spät nach der Oeffnung ein, sodass man das Zeitintervall zwischen der Oeffnung des Stromes und dem Eintritt der Zuckung auch ohne künstliche Zeitmessung deutlich bemerken kann. Wenn wir also annehmen, dass bei der Oeffnung des Stromes die Erregung nur in dem Theile des Nerven stattfinde, wo der Anelektrotonus verschwindet, so ist für die Oeffnung eines absteigenden Stromes die obere Hälfte des Nerven der Ort der Erregung. Um von dort nach dem Muskel zu gelangen, muss die Erregung die untere Hälfte passiren, in welcher zu gleicher Zeit die starke negative Modification platzgreift; durch diese wird, wenn der Strom stark genug war, ihre Fortpflanzung gehemmt, die Oeffnungszuckung bleibt also aus.

Pflüger hat seine Lehre noch durch folgenden Versuch gestützt: Wir haben früher den sogenannten Ritter'schen Tetanus oder Oeffnungstetanus erwähnt, welcher eintritt, wenn ein Strom, der längere Zeit im Nerven geflossen ist, unterbrochen wird. Nach der Pflüger'schen Annahme muss diese Erregung gleichfalls ihren Sitz an der Anodenseite haben. Wenn man durch einen Nerven einen aufsteigenden Strom leitet, so ist die Anodenseite in seiner untern Hälfte, bei einem absteigenden Strom ist sie an seiner obern Hälfte gelegen. Erzeugt man den Ritter'schen Tetanus durch einen absteigenden Strom und schneidet unmittelbar nach der Oeffnung des Stromes den Nerven zwischen den Elektroden durch, so hört der Tetanus sofort auf. Macht man aber denselben Versuch mit Anwendung eines aufsteigenden Stromes, so hat die Durchschneidung des Nerven gar keinen Einfluss auf den Tetanus.

Schliesslich hat Pflüger noch einen andern Beweis für die Richtigkeit seiner Annahme geliefert. Da bei den Empfindungsnerven der Endapparat, durch dessen Wirkung

wir die Reizung erkennen, am obern Ende des Nerven gelegen ist, so war zu erwarten, dass auch das Zuckungsgesetz in entgegengesetzter Weise sich geltend mache, wie bei den Bewegungsnerven. Uebereinstimmend hiermit zeigte sich, dass starke aufsteigende Ströme nur bei der Schliessung, starke absteigende Ströme nur bei der Oeffnung Empfindung erregen. Bei der Schliessung des absteigenden Stromes findet die Erregung am untern Theil des Nerven statt. Um Empfindung zu bewirken müsste sie zum Rückenmark und Gehirn fortgeleitet werden, also durch die obern Theile des Nerven passiren, woran sie durch den dort vorhandenen starken Anelektrotonus verhindert wird. Die Oeffnung des aufsteigenden Stromes wirkt gleichfalls reizend in den untern Theilen des Nerven. Um zum Rückenmark und Gehirn zu gelangen, müsste diese Erregung durch den obern Theil passiren, woran sie in diesem Falle durch die starke negative Modification verhindert wird.

Dass schwache Ströme nur bei der Schliessung wirken, gleichgültig welches ihre Richtung ist, kann dadurch bedingt sein, dass wahrscheinlich die Veränderungen im Nerven plötzlicher beginnen, als sie bei der Oeffnung des Stromes verschwinden. Die Unterschiede sind jedoch nur gering, da eine mässige Verstärkung des Stromes genügt, um auch die Oeffnungszuckung des Nerven herbeizuführen. Dies gilt namentlich für den absteigenden Strom, bei welchem nach unserer Annahme der Sitz der Oeffnungserregung in den obern Partien des Nerven zu suchen ist. Wenn der Nerv nicht ganz frisch ist, so tritt die Oeffnungszuckung bei ganz schwachen Strömen ein, welche noch keine Schliessungszuckung geben und welche beim frischen Nerven ganz unwirksam waren. Das ist offenbar die Folge der in den obern Theilen des Nerven gestiegenen Erregbarkeit. Da in dieser Zeit die Erregbarkeit der untern Theile des Nerven sich noch wenig oder gar nicht geändert hat, so bleiben die Wirkung der Schliessung für den absteigenden und beide Wirkungen des aufsteigenden Stromes davon unberührt.

7. Aus dem Vorhergehenden ist es sehr wahrscheinlich geworden, dass Erregung im Nerven zu Stande kommt durch Veränderung seines Zustandes. Beim elektrischen Strom sind es die elektrotonischen Veränderungen der Erregbarkeit, aus denen auf Zustandsveränderungen des Nerven geschlossen werden kann. Je schneller diese Veränderungen vor sich gehen, desto leichter sind sie im Stande den Nerven zu erregen. Das zeigt sich auch bei der nichtelektrischen Erregung. Man ist z. B. im Stande, durch einen allmählich gesteigerten Druck auf den Nerven denselben zu zerquetschen, ohne dass eine Erregung erfolgt, während jede plötzliche Quetschung mit Erregung verbunden ist.* Es ist aber durchaus nicht nöthig, den Nerven zu zerquetschen, wie es beim Durchschneiden oder bei der Umschnürung mit einem Faden geschieht. Schon ein leichter Stoss, welcher den Nerven nicht verletzt, kann ihn erregen. Befestigt man an dem früher beschriebenen Wagner'schen Hammer ein kleines Hämmerchen, legt den Nerven auf einen Amboss und bringt ihn so unter das Hämmerchen, dass dieses leise auf dem Nerven trommelt, so entsteht ein starker, mehrere Secunden anhaltender Tetanus. Lässt man auf den passend gelagerten Nerven leichte Gewichte aus geringer Höhe fallen, so erzeugt jeder solcher Stoss eine Zuckung; man kann die Stärke dieser mechanischen Reizung je nach dem Gewicht und der Fallhöhe innerhalb gewisser Grenzen abstufen. Endlich gelingt es auch durch blosse plötzliche Erschütterung ohne allen Druck des Nerven Erregung zu bewirken, z. B. wenn man das Ende des Nerven auf ein federndes Stäbchen legt und dieses durch einen Stoss in schnelle Bewegung versetzt. Wiederholt man diese Erschütterungen schnell hintereinander, so entsteht Tetanus.

Diese Erfahrungen lassen den Schluss zu, dass der

---

* Aehnliches zeigt sich auch bei der chemischen und thermischen Reizung.

Vorgang der Erregung auf einer Bewegung der kleinsten Theilchen des Nerven beruht. Um eine genauere Vorstellung über den Mechanismus der Nervenerregung zu erlangen, wäre es nöthig, etwas Genaueres über die Anordnung der kleinsten Theilchen im ruhenden Nerven zu wissen. Als Anhalt für die Bildung einer Vorstellung hierüber muss uns die Thatsache dienen, dass jede an einer Stelle des Nerven entstandene Erregung sich von Theilchen zu Theilchen in der Faser fortpflanzt. Nehmen wir die Thatsachen hinzu, welche wir über die Erregbarkeit kennen gelernt haben, namentlich die Veränderungen beim Absterben und den Einfluss, welchen das Abschneiden eines Theils des Nerven auf die Erregbarkeit der zurückbleibenden Theile ausübt, so können wir folgende Vorstellung als vorläufige Grundlage für die weiteren Erörterungen aufstellen: Die Theilchen des Nerven wirken aufeinander so ein, dass jedes durch den Einfluss seiner Nachbarn in einer bestimmten Lage mit einer gewissen Kraft festgehalten wird. Damit Erregung zu Stande komme, müssen die Theilchen in Bewegung gesetzt werden. Je stärker die Kräfte sind, welche die Theilchen in ihrer Gleichgewichtslage festhalten, desto grössere Kräfte werden nöthig sein, um sie zu bewegen, um so geringer wird also die Erregbarkeit sein. Um die etwas verwickelte Vorstellung anschaulicher zu machen, können wir uns eines von Du Bois-Reymond eingeführten Gleichnisses oder Bildes bedienen. Eine an einem Faden aufgehängte Magnetnadel

Fig. 38. Magnetnadelreihe als Schema der Nerventheilchen.

stellt sich bekanntlich durch die magnetische Richtkraft der Erde so ein, dass ihr eines Ende nach Norden, ihr anderes nach Süden zeigt. Denken wir uns eine lange Reihe von Magnetnadeln, alle in der gleichen Meridianlinie hintereinander aufgehängt, wie Fig. 38 zeigt, so

wird jede dieser Nadeln durch ihre Nachbarn noch fester in ihrer Ruhelage festgehalten, indem die benachbarten Nord- und Südpole der Nadeln sich gegenseitig anziehen. Wollen wir z. B. die mittelste dieser Nadeln Nr. 3 bewegen, so bedürfen wir dazu einer Kraft, welche grösser ist, als wenn die Nadel allein vorhanden wäre. Wenn aber eine Nadel gedreht wird, so können die benachbarten nicht in Ruhe bleiben, sondern diese werden gleichfalls abgelenkt, sie wirken wieder ablenkend auf ihre Nachbarn u. s. f., und so läuft eine Erschütterung, die wir an einer Stelle anbringen, wellenartig durch die ganze Reihe fort.

Eine solche Reihe drehbar aufgehängter magnetischer Nadeln ist geeignet, gewisse Erscheinungen am Nerven anschaulich darzustellen. Sie zeigt nicht nur, wie eine an irgendeinem Punkte des Nerven beginnende Erschütterung sich im Nerven fortpflanzen kann, sondern dient auch zur Erläuterung der Veränderungen der Erregbarkeit durch äussere Einflüsse. Wenn es Einwirkungen gibt, durch welche die Theilchen in ihrer Ruhelage noch fester gehalten werden, so müssen sie offenbar die Erregbarkeit vermindern, während umgekehrt solche Einwirkungen, welche die Nerventheilchen aus ihrer Lage zu bringen suchen, zugleich auch die Festigkeit ihrer Stellung vermindern, und deswegen den Nerven erregbarer machen. Von dem elektrischen Strome haben wir gesehen, dass seine beiden Pole in entgegengesetztem Sinne auf den Nerven einwirken. Wir können deswegen annehmen, dass an dem einen Pole, dem positiven, die Theilchen des Nerven in ihrer Ruhelage fester gebunden, an dem negativen Pole dagegen leichter beweglich werden, wobei sie zugleich leicht aus ihrer Lage kommen werden. Ist dies der Fall, so verstehen wir, weshalb dann nur an diesem Pol die Erregung zu Stande kommt. An dem positiven Pol wird bei Oeffnung des Stromes die Erregbarkeit erhöht: hier findet also eine Bewegung der Theilchen in demselben Sinne statt, wie sie am ne-

gativen Pol bei der Schliessung erfolgt, und deshalb kann hier bei der Oeffnung des Stromes eine Erregung stattfinden.

Die Thatsache, dass der Nerv durch allmählich erfolgende Aenderungen seines Zustandes unerregt bleibt, während dieselben Veränderungen, wenn sie plötzlich erfolgen, erregend wirken, ist von so einschneidender Bedeutung für das Verständniss der Nervenvorgänge, dass wir ihr noch eine eingehendere Untersuchung widmen müssen. Am leichtesten und sichersten lässt sich diese Thatsache für die elektrische Reizung nachweisen, da

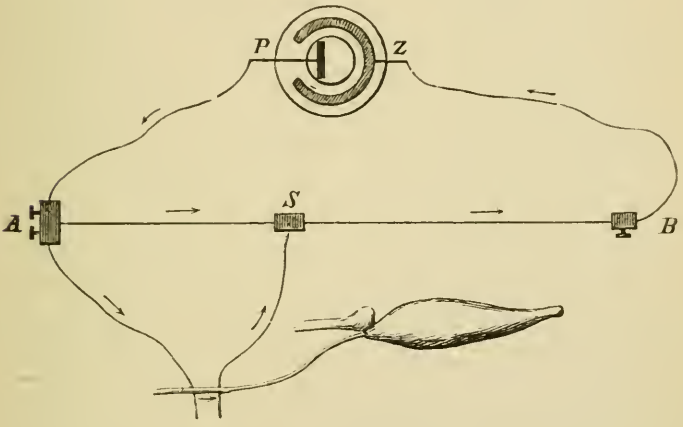


Fig. 39. Rheochord.

wir im Stande sind, die Stärke der Ströme allmählich wachsen oder abnehmen zu lassen. Stellen wir die Anordnung wie in Fig. 39 her. Ist die Verbindung mit der Kette PZ hergestellt, so fliesst durch den Nerven ein Strom, dessen Stärke durch die Stellung des Schiebers S bedingt ist. Die Stellung dieses Schiebers wird so gewählt, dass bei Schliessung und Oeffnung des Stromes Zuckungen entstehen. Stellen wir jetzt den Schieber S dicht an die Klemme A, so ist der Widerstand im Zweige $AS = 0$; es geht daher gar kein Strom durch den Nerven. Schieben wir den Schieber langsam bis

zur Stellung bei *S* vor, so wächst der Strom im Nerven langsam von der Stärke Null zur vorigen Stärke an; schieben wir den Schieber wieder langsam bis zur Berührung von *A* zurück, so nimmt die Stärke des Stromes wieder langsam bis Null ab. In beiden Fällen bleibt der Nerv unerregt. Sobald wir aber durch irgendein Mittel die Bewegung des Schiebers mit grosser Geschwindigkeit bewirken*, wird der Nerv erregt und der Muskel zuckt. Wenn also beim Schliessen oder Oeffnen des Stromes mittels des Schlüssels der Nerv erregt wird, so kommt dies daher, weil dabei die Stromstärke ganz plötzlich von Null zu ihrer vollen Stärke ansteigt oder von ihrer vollen Stärke zu Null absinkt.

Aus diesen Erfahrungen ist es auch erklärlich, warum die kurzdauernden Inductionsschläge, bei denen Schliessung und Oeffnung gleichsam hart aneinander gedrängt sind, sich so ganz besonders gut zur Erregung der Nerven eignen. Aber nicht alle Inductionsschläge sind gleich gut zu diesem Zweck geeignet. Wenn man in dem früher beschriebenen Inductorium den Strom der primären Spirale schliesst und unterbricht, so entstehen in der secundären Spirale zwei Ströme von entgegengesetzter Richtung, der Schliessungsinductionsstrom und der Oeffnungsinductionsstrom. Leitet man diese durch einen Nerven, so ist jedesmal, unabhängig von der Richtung, die erregende Wirkung des letztern viel stärker als die des erstern. Man kann dies sehr deutlich nachweisen, wenn man die secundäre Rolle der primären aus grosser Entfernung stufenweise nähert und in jeder Stellung die Wirkung der Inductionsströme prüft. Man findet dann stets eine Stelle, wo der Oeffnungsinductionsstrom schon wirksam ist, während der Schliessungsinductionsstrom nicht wirkt; nähert man dann die Rollen, so wird schliesslich auch der letztere wirksam. Leitet man bei einer beliebigen Stellung der Rollen

* E. Du Bois-Reymond hat eine Vorrichtung der Art unter dem Namen „Schwankungsrheochord" beschrieben.

die Ströme der secundären Rolle durch einen Multiplicator, so sind die Ablenkungen, welche die Magnetnadel erfährt, für beide Inductionsströme stets gleich gross. Der Nerv zeigt uns also einen Unterschied an, den der Multiplicator nicht anzuzeigen vermag. Dieser Unterschied besteht darin, dass der zeitliche Verlauf der beiden Inductionsströme ein ganz verschiedener ist. Der Schliessungsinductionsstrom steigt langsam an und fällt ebenso langsam wieder ab, der Oeffnungsinductionsstrom hingegen erreicht sehr schnell seine volle Stärke und endet ebenso schnell. Diesem Unterschied verdankt der letztere seine grössere physiologische Wirksamkeit.*

Kehren wir zu der Anordnung des Versuchs mit dem Rheochord zurück. Statt den Schieber zwischen *A* und *S* zu verschieben, können wir ihn zwischen zwei beliebigen andern Grenzstellungen hin- und herbewegen. Der Strom hört dann im Nerven niemals auf, sondern wird nur entweder verstärkt oder geschwächt, je nach der Richtung der Verschiebung. Geschieht eine solche Verschiebung plötzlich, d. h. mit grosser Geschwindigkeit, so kann sie eine Erregung hervorbringen, während der Nerv immer unerregt bleibt, wenn dieselbe Verschiebung allmählich erfolgt. Wir sehen also, dass es nicht gerade einer Schliessung oder Oeffnung eines Stromes bedarf, um den Nerven zu erregen, sondern nur irgendeiner Veränderung, sei sie Verstärkung oder Schwächung, vorausgesetzt, dass die Veränderung gross genug ist und mit genügender Geschwindigkeit erfolgt. Schliessung und Oeffnung sind nur besondere Fälle von Stromveränderung, bei denen die eine Grenze der Stromstärke gleich Null ist. Wir können demnach für die elektrische Erregung im Nerven eine allgemeine Regel aufstellen, welche lautet: jede Veränderung eines den Nerven durchfliessenden Stromes kann den Nerven erregen, wenn sie stark genug ist und mit genügender

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 5.

Geschwindigkeit vor sich geht. Dieser Regel scheint es allerdings zu widersprechen, dass zuweilen eine stärkere Veränderung (Schliessung eines starken aufsteigenden und Oeffnung eines starken absteigenden Stromes) unwirksam erscheinen, während Schliessung und Oeffnung schwächerer Ströme Zuckungen bewirken. Wir haben es aber sehr wahrscheinlich gemacht, dass in solchen Fällen in Wirklichkeit doch eine Erregung stattgefunden habe und nur aus äussern Gründen (Behinderung der Fortleitung zum Muskel) nicht zur Erscheinung kommen konnte: also können wir jene Ausnahmen als nur scheinbare bezeichnen. Mit den Veränderungen der Stromstärke im Nerven sind, wie wir angenommen haben, Veränderungen in den Lageverhältnissen seiner kleinsten Theilchen verbunden; auf den hierdurch erzeugten Bewegungen beruht nach unserer vorläufigen Annahme der Vorgang der Erregung. Halten wir damit zusammen, was wir über die Wirkung anderer Arten von Nervenreizen wissen, so können wir schliesslich für die Nervenerregung folgendes Gesetz aussprechen:

> Die Erregung des Nerven beruht auf einer Aenderung in der Anordnung seiner kleinsten Theilchen. Sie kommt am leichtesten zu Stande, sobald eine solche Aenderung mit hinlänglicher Geschwindigkeit herbeigeführt wird.

Wir können noch hinzufügen, dass dieses Gesetz im wesentlichen auch für den Muskel gilt. Doch scheint es, dass die Molekeln des Muskels eine grössere Trägheit besitzen als die des Nerven, sodass sehr schnell vorübergehende Einwirkungen bei ihm leichter unwirksam bleiben.*

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 6 und 7.

NEUNTES KAPITEL.

1. Elektrische Erscheinungen; 2. Elektrische Fische; 3. Elektrische Organe; 4. Multiplicator und Tangentenbussole; 5. Stromprüfender Schenkel; 6. Elektrometer; 7. Schwierigkeit der Untersuchung; 8. Gleichartige Ableitungsgefässe; 9. Ableitungsröhren.

1. Wir haben im Vorhergehenden die wesentlichen Eigenschaften der Muskeln und Nerven betrachtet, dabei aber eine Reihe wichtiger Erscheinungen, welche beiden gemeinsam sind, übergangen, um sie jetzt im Zusammenhange darzustellen. Es sind die elektrischen Wirkungen, welche von diesen Geweben ausgehen. Unter allen Geweben des thierischen Organismus zeichnen sich gerade die Muskeln und Nerven durch verhältnissmässig starke elektrische Wirksamkeit aus, und bei den Beziehungen zwischen elektrischen Strömen und der Reizbarkeit der Muskeln und Nerven dürfen wir hoffen, dass diese selbständigen elektrischen Wirkungen vielleicht etwas zum Verständniss der wesentlichen Eigenschaften jener Gewebe beitragen können.

Schwache elektrische Strömungen entstehen unter allen möglichen Umständen sehr leicht. Es kommt daher bei der Untersuchung der elektrischen Wirkungen thierischer oder pflanzlicher Gewebe darauf an, mit der grössten Sorgfalt darauf zu achten, ob die Wirkungen auch wirklich von jenen Geweben ausgehen und nicht etwa durch zufällige äussere Ursachen, insbesondere durch die Versuchsanordnung selbst veranlasst sind. Achtet man hierauf, so zeigt sich, dass ausser den Muskeln und Nerven besonders auch die Drüsen in regelmässiger Weise elektrisch wirksam sind. Es ist dies von Interesse, da die Drüsen in physiologischer Hinsicht den Muskeln und Nerven sehr nahe stehen. Dass auch an anderen Geweben von Thieren und Pflanzen elektrische Erscheinungen nicht gänzlich fehlen, werden wir am Schlusse dieses

Abschnitts sehen und werden dann versuchen festzustellen, wieviel dies für das Verständniss der Erscheinungen an Muskeln und Nerven beizutragen im Stande ist.

2. Es gibt ausser den drei genannten noch ein Gewebe, bei welchem die elektrischen Wirkungen in viel grösserer Stärke auftreten, sodass sie schon seit längerer Zeit als solche erkannt wurden, ehe man noch entdeckt hatte, dass auch Muskeln und Nerven die gleiche Fähigkeit besitzen. Freilich kommt dies Gewebe nicht bei allen Thieren vor, sondern nur bei einigen Fischen, welche deshalb auch als elektrische Fische bezeichnet werden. Bei diesen Thieren finden wir besondere Organe von eigenthümlichem Bau, in denen wie in einer elektrischen Batterie Ströme von bedeutender Stärke entstehen können. Die Entladung dieser Batterien geht unter dem Einfluss des Willens vor sich. Sie dient den Thieren als Waffe, mit der sie ihre Feinde zu schrecken oder ihre Beute zu betäuben und zu tödten im Stande sind. Lange, ehe die Welt etwas Genaueres über die physikalische Natur der elektrischen Erscheinungen wusste, mussten sich so mächtige Wirkungen der gelegentlichen Beobachtung aufdrängen. So finden wir schon bei den Alten Berichte über diese merkwürdige Erscheinung, und der römische Dichter Claudius Claudianus* gibt uns eine recht anschauliche Schilderung ihrer Wirkungen in den folgenden Versen:

Wer hat nicht schon gehört von der Kraft des schrecklichen Rochen,
Seiner erstarrenden Kraft, die ihm den Namen gegeben!**
Nur aus Knorpel gebaut, so schwimmt er gegen die Wogen
Langsam, und kriechet träg auf abgespületem Sande.

---

* Aus Alexandria, lebte zu Ende des 4. Jahrhunderts n. Chr. Aeltere Nachrichten über den Zitterrochen finden sich bei Plinius, Aelian und Oppian, dessen Gedicht über den Fischfang dem Claudian vorgelegen zu haben scheint, sowie bei Aristoteles.

** Torpedo, abgeleitet von *torpor*, Starre.

Doch die Natur hat ihn mit eisigem Gifte gewaffnet,
Kälte ins Mark gegossen, die alles Belebte erstarren
Macht, und ewigen Winter den Eingeweiden verliehen.
Was die Natur ihm verliehn, dem kommt er mit List noch zu Hülfe,
Und der Kraft sich bewusst, lang hingestrecket im Seegras
Hält er sich stille; doch naht sich ein Thier, zum Spiegel sich hebend
Weidet er straflos frech sich an den lebenden Gliedern.
Wenn aus Versehen jedoch er in den Köder gebissen,
Und den Zügel gefühlt, die krumme Angel im Munde,
Trachtet er weder zu fliehn, noch beissend sich zu befreien.
Sondern er schmieget sich klug nur näher dem dunkelen Rosshaar,
Seiner Kraft sich bewusst, lässt weithin über die Wasser
Er den elektrischen Hauch aus giftigen Venen entströmen.
Schnur und Angel durchzucket der Blitz, und über den Wogen
Lähmt er den Menschen sogar; aus innerster Tiefe des Meeres
Zucket der schaurige Blitz, und den hängenden Faden verfolgend
Dringt er mit magischer Kraft eiskalt in die Knoten des Schilfrohrs,
Lähmet den siegreichen Arm, und bringet den Blutlauf ins Stocken.
Aber der Fischer, entsetzt, wirft weg die verderbliche Beute,
Lässt die Angel in Stich und eilet bestürzt zu den Seinen.

Nachdem durch die Entdeckungen von Galvani und Volta die Lehre von der Elektricität in eine neue Entwickelung getreten war, wurden diese Fische mehrfach von verschiedenen Forschern untersucht, und die elektrische Natur der ihnen innewohnenden Kraft aufs unzweideutigste bewiesen. Besonders werthvoll sind die Untersuchungen von Faraday am Zitteraal und von Du Bois-Reymond am Zitterwels und Zitterrochen.

3. Es sind besonders die folgenden Fische, deren Fähigkeit, elektrische Schläge zu geben, sicher nachgewiesen ist. Der elektrische Roche oder Zitterroche des Adriatischen und Mittelländischen Meeres, *Torpedo electrica* und *Torpedo marmorata*; der Zitteraal, *Gymnotus*

electricus, ein Süsswasserfisch, der in den Gewässern des südlichen Amerika vorkommt: der erst in neuerer Zeit genauer untersuchte Zitterwels, *Malopterurus electricus*, oder *Malopterurus beninensis* aus den Flüssen der Bai von Benin an der Ostküste Afrikas. Schwächer wirksam sind die den Torpedineen nahe verwandten Mormyrusarten, *Mormyrus oxyrhinchus* u. a.

Sämmtliche elektrische Fische zeichnen sich durch den Besitz eigenthümlicher Organe aus, in welchen die elektrische Entladung entsteht. Sie stellen gleichsam starke Batterien vor, welche durch den Willen des Thieres in Thätigkeit versetzt werden. Sie entwickeln dann Ströme, die durch das Wasser gehen und andere in der Nähe befindliche Thiere treffen und erregen, ja sogar zu tödten im Stande sind. Diese elektrischen Organe, wie sie genannt werden, sind bei allen oben genannten Fischgattungen nach demselben Plane gebaut. Sie bestehen aus einer grossen Anzahl feiner Plättchen, die schichtweise neben- und übereinander geordnet, in bindegewebigen Kästchen eingeschlossen, das ganze Organ bilden. Bei dem Zitterrochen liegen diese Organe platt zu beiden Seiten neben der Wirbelsäule. Bei dem Zitteraal und Zitterwels sind sie der Länge nach angeordnet: bei dem letztern bilden sie eine geschlossene Röhre, in welcher das Thier steckt und gleichsam nur mit Kopf und Schwanz hervorsieht. Die einzelnen Plättchen, aus denen die Organe bestehen, sind daher bei dem Zitterrochen horizontal angeordnet, während sie beim Zitteraal und Zitterwels vertical stehen. Jedes dieser Plättchen stellt eine zarte Haut dar, welche bei der Thätigkeit des Organs auf der einen Seite positiv, auf der andern negativ elektrisch wird. Die Ströme dieser vielen Plättchen summiren sich ähnlich wie bei einer Batterie und geben deshalb zusammen einen äusserst kräftigen Strom. Zu jedem Plättchen tritt eine Nervenfaser, vermöge deren das Thier im Stande ist, willkürlich die elektrische Entladung zu bewirken, gerade wie mittels des Nerven willkürlich Muskel-

contraction bewirkt werden kann. Wenn man diese elektrischen Nerven künstlich reizt, so erhält man einen oder viele elektrische Schläge, wie man durch Reizung der Bewegungsnerven eine oder viele Zuckungen der Muskeln erhält. Die Aehnlichkeit der elektrischen Organe mit den Muskeln und Drüsen ist in physiologischer Beziehung in der That eine vollkommene. Es mag daher hier gleich hervorgehoben werden, dass diese Organe sich stets an solchen Körperstellen finden, an denen bei den nächstverwandten Arten sich Muskeln oder Drüsen befinden. Untersucht man die Entwickelung jugendlicher elektrischer Fische, so findet man an jenen Stellen die Anlagen von Muskeln oder Drüsen. Während aber bei den verwandten Arten die Entwickelung zu Muskeln oder Drüsen fortschreitet, schlägt sie bei den elektrischen Fischen einen andern Gang ein und es entstehen die elektrischen Organe. Wir dürfen deshalb die letzteren als modifizirte Muskeln oder Drüsen ansehen, bei denen die Eigenschaft der Contractilität oder der secretorischen Thätigkeit nicht zur Entwickelung gekommen ist, statt dessen aber die Fähigkeit zur Erzeugung elektrischer Wirkungen einen besonders hohen Grad erreicht hat. Aehnliche elektrische Organe besitzen auch die schwach elektrischen Fische der Gattung Mormyrus, sie sind jedoch kleiner und weniger ausgebildet.

4. Ehe wir auf die Darlegung der elektrischen Erscheinungen an thierischen Gebilden weiter eingehen, wird es nothwendig sein, Einiges über die elektrischen Erscheinungen im Allgemeinen und über die Mittel, sie nachzuweisen, vorauszuschicken.

Bekanntlich erhält man einen sogenannten elektrischen Strom, wenn zwei verschiedenartige Metalle miteinander und mit einer Flüssigkeit in Berührung sind. Die Elektricität tritt in diesem Falle in dem Zustande der Bewegung oder Strömung auf, während wir in andern Fällen sie im Zustande der Ruhe beobachten. Tauchen wir, wie Fig. 40 zeigt, ein Stück Kupfer und ein Stück

Zink in verdünnte Schwefelsäure und verbinden dieselben ausserhalb der Flüssigkeit durch einen Draht, so strömt die positive Elektricität durch den Draht vom Kupfer zum Zink und in der Flüssigkeit vom Zink zum Kupfer.* Um einen solchen Strom nachzuweisen, bedient man sich der Magnetnadel. Ein elektrischer Strom, welcher an einer Magnetnadel parallel vorbeigeführt wird, lenkt dieselbe aus ihrer normalen Lage ab und sucht sie senkrecht auf seine eigene Richtung zu stellen. Je nach der Richtung, in welcher die positive Elektricität strömt, und je nach der Lage des Leitungsdrahtes zur Magnetnadel wird der Nordpol der Nadel entweder nach Osten oder nach Westen abgelenkt. Man kann also mit Hülfe der Magnetnadel nicht nur die Anwesenheit eines elektrischen Stromes überhaupt erkennen, sondern auch seine Richtung im Draht bestimmen. Dieses einfache Hülfsmittel führt aber nur zum Ziel, wenn der Strom verhältnissmässig stark ist; denn die Magnetnadel wird in ihrer Lage durch die magnetische Richtkraft der Erde festgehalten, und der elektrische Strom muss diese überwinden, wenn er die Nadel ablenken soll. Um auch schwächere Ströme zu erkennen, windet man den Draht, durch welchen der elektrische Strom fliesst, in mehrfachen Windungen um die Nadel herum. Indem so jede Windung ablenkend auf die Nadel wirkt, wird die ablenkende Kraft vermehrt, weshalb man ein solches Instrument einen elektrischen Multiplicator nennt.** Um die Empfindlichkeit eines solchen noch zu erhöhen, sucht man ferner die Richt-

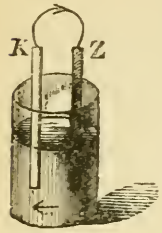


Fig. 40. Elektrisches Element.

* Schwächere Wirkungen kann man auch ohne Metalle durch blosse Berührung von Flüssigkeiten verschiedener chemischer Zusammensetzung erhalten. Von diesen sogenannten Flüssigkeitsketten wird später noch die Rede sein.

** Unter Berücksichtigung gewisser, hier nicht weiter zu erörternder Umstände kann das Instrument auch zur Messung

kraft der Erde bis auf einen geringen Betrag aufzuheben, sodass selbst schwache Ströme schon eine Ablenkung

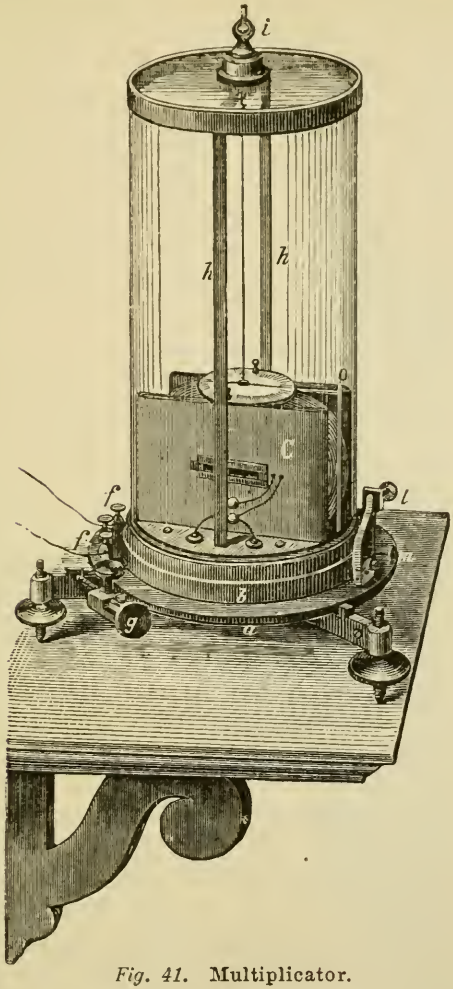


Fig. 41. **Multiplicator.**

hervorzubringen im Stande sind. Man erreicht dies z. B. indem man neben, über oder unter der Magnetnadel einen festen Magneten so aufstellt, dass er auf die Magnet-

---

der Stromstärke dienen. Es führt deshalb auch den Namen Galvanometer.

nadel entgegengesetzt wirkt wie der Erdmagnetismus, und ihn vorsichtig so weit nähert, bis die Wirkung des Erdmagnetismus beinahe ganz aufgehoben ist. Oder man verbindet zwei möglichst gleiche Magnetnadeln durch ein festes Zwischenstück derart, dass die gleichnamigen Pole nach entgegengesetzten Richtungen gekehrt sind. Da jetzt der Erdmagnetismus die beiden Nadeln nach entgegengesetzten Richtungen zu drehen strebt, heben sich die von ihm herstammenden Richtkräfte ganz oder doch fast ganz auf: deshalb können selbst sehr schwache elektrische Ströme, in geeigneter Weise um die Nadeln geführt, die Nadeln schon merklich ablenken.

Einen sehr empfindlichen Multiplicator zu physiologischen Untersuchungen stellt Fig. 41 (S. 151) dar. Die beiden, miteinander verbundenen Nadeln sind mittels eines Seidencoconfadens an dem Bügel *hh* aufgehängt; die Schraube *i* dient dazu, die Nadeln in der richtigen Höhe einzustellen, sodass eine der Nadeln innerhalb der Drahtwindungen frei schwebt, die andere oberhalb derselben über einer Kreistheilung: letztere gestattet zugleich die durch die Ströme bewirkte Ablenkung zu messen. Der sehr dünne Draht ist mit Seide besponnen und auf dem Rahmen *C* aufgewickelt: die Klemmschrauben *f f* dienen zur Zuleitung der Ströme.

Der Gebrauch des Multiplicators für physiologische Zwecke hat in neuerer Zeit bedeutend abgenommen, seitdem eine andere Art von Apparaten, die sogenannten Tangentenbussolen (Fig. 42) besonders für diese Zwecke vervollkommnet worden sind. Der Vortheil dieser Bussolen besteht darin, dass sie neben grosser Empfindlichkeit zugleich eine genauere Messung der Stromstärken gestatten. Wenn nämlich die Ablenkungen der Magnete sehr klein sind, so kann man die Stromstärken als proportional den trigonometrischen Tangenten der Ablenkungswinkel betrachten. Der Magnet ist, entweder selbst spiegelnd oder mit einem Spiegel fest verbunden, an einem Seidenfaden aufgehängt in einer kupfernen Hülse *A*,

die mit Spiegelglasplatten geschlossen ist. Der elektrische Strom kann durch die Rollen *B B* geleitet werden, welche auf Schlitten beweglich sind, um durch mehr oder minder

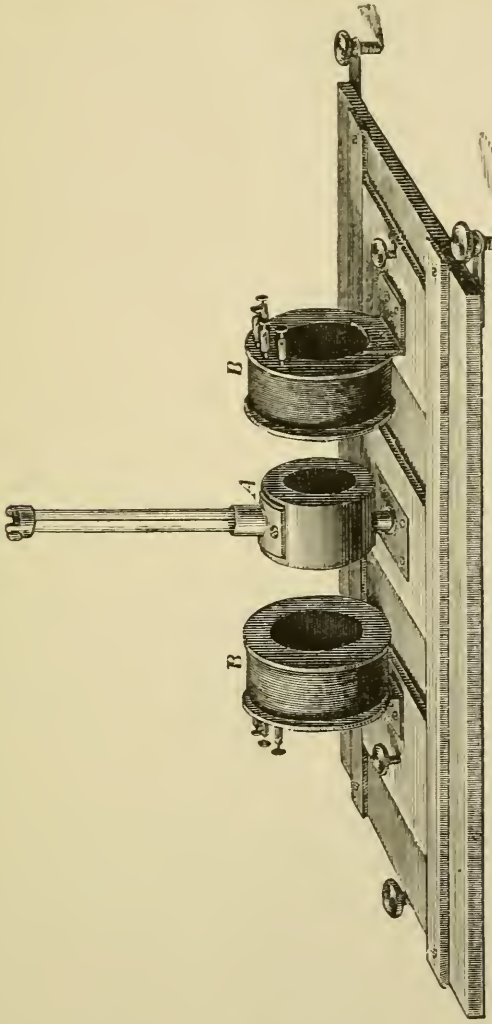


Fig. 42. Spiegelbussole.

grosse Annäherung an den Magneten die Empfindlichkeit des Instrumentes nach Belieben abzustufen. Um die Ablenkungen zu messen, wird parallel mit der Ruhelage des

Spiegels eine Theilung aufgestellt und deren Spiegelbild mit dem Fernrohr beobachtet, wie dies oben Kap. 4, §. 3 beschrieben wurde. Die scheinbaren Verschiebungen des getheilten Maassstabs sind dann den trigonometrischen Tangenten der Ablenkungswinkel direct proportional. Eine solche Bussole kann auch dazu dienen, die Ablenkungen einem grössern Zuhörerkreise sichtbar zu machen, indem man das Licht einer genügend hellen Lampe auf den Spiegel fallen lässt und das Spiegelbild mittels einer Linse auf einem Schirm auffängt. Um die Empfindlichkeit des Instrumentes zu erhöhen, schwächt man den Einfluss des Erdmagnetismus auf den abzulenkenden Magneten durch einen passend aufgestellten Magnetstab in der oben angedeuteten Weise.

5. Die Multiplicatoren und die nach den gleichen Principien wirkenden Bussolen werden vorzugsweise benutzt, wenn es sich darum handelt, gleichmässig anhaltende elektrische Ströme nachzuweisen oder ihre Stärke zu messen. Aendert sich die Stromstärke, so wird entsprechend auch die Ablenkung des beweglichen Magneten grösser oder kleiner. Schnellen Aenderungen der Stromstärke vermag derselbe aber nicht mit genügender Geschwindigkeit zu folgen, weil der bewegliche Magnet immer eine gewisse Trägheit hat. In solchen Fällen kann man häufig mit Vortheil den Nerven zum Nachweis der Ströme benutzen. Wie wir oben (Kap. 8, §. 7) gesehen haben, genügen bei einem frischen, gut erregbaren Nerven schon sehr schwache Ströme, um eine Erregung hervorzurufen, welche sich, wenn der Nerv mit dem zu ihm gehörigen Muskel in unversehrtem Zusammenhang befindet, als Zuckung zu erkennen gibt. Diese Zuckung tritt besonders bei der Schliessung, weniger sicher bei der Oeffnung des Stromes, aber auch bei jeder Schwankung, d. h. Veränderung der Stromstärke ein, wenn dieselbe mit genügender Geschwindigkeit verläuft. Man kann daher das etwaige Vorhandensein eines Stromes

auch mit Hülfe eines aus dem Nerven und dem zugehörigen Muskel bestehenden Präparates nachweisen, wenn man den Strom auf passende Weise dem Nerven zuleitet und durch geeignete Vorrichtungen (z. B. den in Fig. 17 abgebildeten Schlüssel) die Leitung plötzlich herstellt und unterbricht.* Handelt es sich um den Nachweis von Schwankungen in der Stromstärke, dann ist das Nervenmuskelpräparat selbst guten Multiplicatoren überlegen. Es haftet ihm aber diesen gegenüber der Nachtheil an, dass man mit ihm weder die Richtung eines Stromes noch den Sinn einer Veränderung der Stromstärke (ob dieselbe grösser oder kleiner geworden ist) bestimmen kann.

Wir wollen die Multiplicatoren, Bussolen, Nerv-Muskelpräparate und was sonst noch zum Nachweis elektrischer Ströme dienen kann, als stromprüfende Werkzeuge bezeichnen. Ihnen stellen wir die Elektrometer gegenüber, welche zum Nachweis oder zur Messung von elektrischen Spannungen oder von Elektricität im Zustand der Ruhe dienen.

6. Ein solches Elektrometer kann hergestellt werden durch Benutzung der Thatsache, dass ungleichnamige Elektricitäten sich anziehen, gleichnamige sich abstossen. Fig. 43 stellt ein einfaches, nach diesem Princip wirkendes Instrument dar. In einem Glasbehälter sind zwei sehr

---

* Man kann sich hierzu eines aus dem Hüftnerven und dem Gastrocnemius bestehenden Präparats bedienen oder auch des Hüftnerven mit dem ganzen Unterschenkel. Man nennt letzteres Präparat deshalb auch stromprüfenden Schenkel.

Aehnlich wie der stromprüfende Schenkel reagirt auch das Telephon auf selbst geringfügige Schwankungen der Stromstärke, welche es durch ein Geräusch anzeigt. Doch hat die Verwendung des Telephons in der Elektrophysiologie keinen grössern Umfang gewonnen, weil es bei den meist ausserordentlich grossen Leitungswiderständen den übrigen stromprüfenden Werkzeugen an Empfindlichkeit nicht gleichkommt.

leichte Streifen von dünnstem Blattgold an einem Messingstab befestigt. Das andere Ende des Stabes ragt aus dem Behälter hervor und endet in einem glatten Messingknopf. Theilt man diesem Knopf auf irgend eine Weise freie Elektricität mit (z. B. indem man ihn mit einer geriebenen Siegellackstange berührt), so geht die Elektricität durch den leitenden Draht auch auf die Goldblättchen über und diese stossen sich, da sie beide die gleiche Elektricität enthalten, gegenseitig ab. Ein solches Instrument gestattet, die Stärke der zugeführten Ladung einigermassen zu schätzen, da die Blättchen bei schwachen Ladungen weniger auseinanderweichen als bei starken. Eine genaue Messung ist aber mit ihm nicht möglich. Wir nennen es deshalb auch nicht Elektrometer, sondern Elektroskop. Ein genaue Messungen gestattendes Instrument ist dagegen das in Fig. 44 dargestellte Quadrant-Elektrometer von Thomson. Ein dünner, bisquitförmig ausgeschnittener Körper aus Aluminiumblech, die sogenannte Nadel, ist an einem dünnen Faden horizontal so aufgehängt, dass er sich um den Aufhängefaden als Achse drehen kann. Mit der Nadel fest verbunden ist ein Spiegelchen *s*, durch welches man die Drehungen der Nadel mit Hülfe von Scale und Fernrohr messen kann. An der untern Fläche der Nadel, in der Verlängerung des Aufhängefadens, ist ein Platindraht befestigt, welcher unten ein verticales

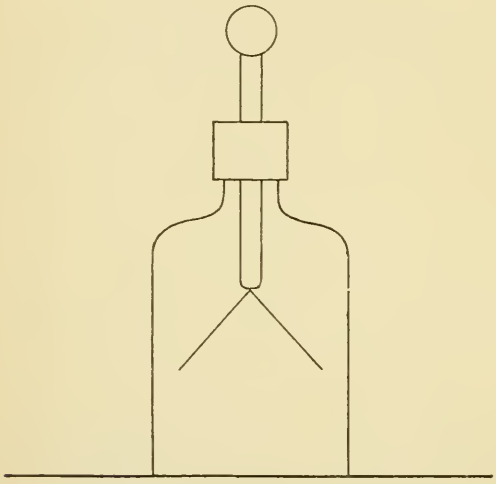


Fig. 43. Goldblatt-Elektroskop.

Platinblech trägt. Ein unter der Nadel befindliches Gefäss ist mit Schwefelsäure so weit gefüllt, dass jenes Platinblech ganz in die Schwefelsäure eintaucht. Dadurch wird bewirkt, dass etwaige Erschütterungen die Nadel nicht in pendelnde Schwingungen versetzen können, während Drehungen der Nadel um ihre Achse dadurch nicht verhindert werden.

Die Nadel befindet sich im Innern einer flachen me-

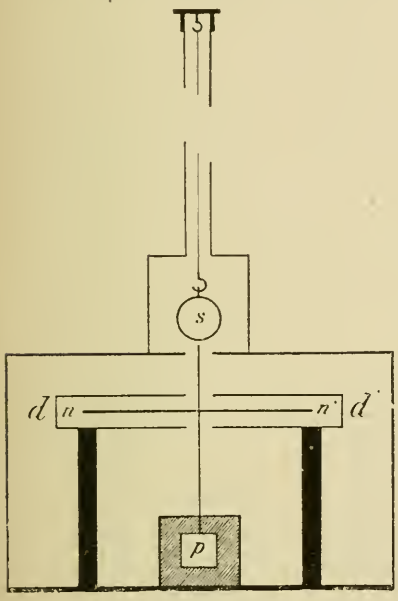


Fig. 44a.

Quadrant-Elektrometer; senkrechter Durchschnitt durch das ganze Instrument.

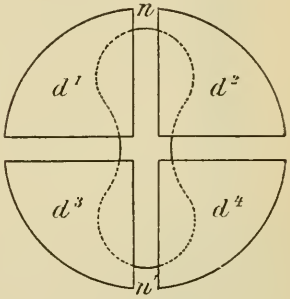


Fig. 44b.

Ansicht von oben auf die in vier Quadranten getheilte Dose und die innerhalb derselben freischwebende Nadel.

tallenen Dose, welche aus vier Abtheilungen besteht (daher der Name: Quadrant-Elektrometer). Die diagonal einander gegenüberstehenden Quadranten d^1 und d^4 sind durch gut leitende Drähte miteinander verbunden, ebenso d^2 mit d^3.

Um mit diesem Instrument eine Messung auszuführen, verbindet man die Schwefelsäure durch einen in dieselbe eingetauchten Draht mit der einen Belegung einer geladenen Leidener Flasche. Die auf dieser angehäufte freie Elektricität geht auf die Schwefelsäure und die

Nadel über und ertheilt dieser eine hohe Spannung. Die Quadranten der Dose werden leitend mit der Erde verbunden, um etwa auf ihnen vorhandene Spannungen aufzuheben. Nachdem diese letztere Verbindung wieder aufgehoben worden, stellt man die Nadel durch Drehung ihres obern Aufhängungspunktes so, dass sie genau symmetrisch zu den vier Quadranten der Dose steht. Teilt man jetzt den miteinander verbundenen Quadranten d^1 und d^4 und den beiden andern verschiedene Spannungen mit, so wird die Nadel abgelenkt.

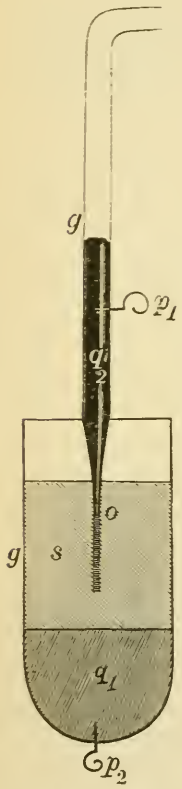


Fig. 45. Capillar-Elektrometer. Das sehr dünn ausgezogene Glasrohr enthält oberhalb *o* Quecksilber, unterhalb Schwefelsäure.

Angenommen, die Nadel wäre mit positiver Elektricität geladen. Verbinden wir die Quadranten d^1 und d^4 mit dem positiven, die Quadranten d^2 und d^3 mit dem negativen Pol einer Kette.* Diese Quadranten werden dadurch auch geladen und zwar d^1 und d^4 positiv, d^2 und d^3 negativ. Erstere wirken daher abstossend, letztere anziehend auf die Nadel, und alle vier Quadranten wirken in gleichem Sinne drehend auf die Nadel. Diese Drehung wird so weit gehen, bis der durch die Drillung oder Torsion des Aufhängefadens bedingte Widerstand der drehenden Kraft das Gleichgewicht hält. Der Winkel, um welchen die Nadel gedreht wird, kann daher als Maass für die Grösse der den Quadranten mitgetheilten Spannungen dienen.

Auf einem ganz andern Princip beruht das Capillar-Elektrometer von Lippmann, welches Fig. 45 darstellt. Das Glasrohr *g* ist an einem Ende zu einer sehr feinen

* Die Kette bleibt dabei offen, da die Quadrantenpaare voneinander isolirt sind.

Capillare ausgezogen. Giesst man Quecksilber in das Rohr, so kann dasselbe durch die enge Capillare nicht ausfliessen, sondern dringt nur eine Strecke weit in dieselbe ein; wie weit, das hängt von dem Druck des Quecksilbers und dem Durchmesser der Capillare ab. Man taucht das Glasrohr mit der Capillare nach abwärts in Schwefelsäure, welche in dem Glasgefässe *g* über einer Schicht Quecksilber steht. Durch einen Druck, den man auf das Quecksilber im Glasrohr einwirken lässt, treibt man etwas von demselben durch das Capillarrohr aus. Wenn der Druck nachlässt, geht das Quecksilber wieder zurück und Schwefelsäure tritt in das Capillarrohr ein. Man sucht jetzt mit einer Lupe oder einem Mikroskop von schwacher Vergrösserung die Grenze zwischen Quecksilber und Schwefelsäure innerhalb des Capillarrohrs auf und stellt die Lupe oder das Mikroskop so, dass diese Grenze mit einem feinen Faden oder einem bestimmten Theilstrich einer Theilung (eines sogenannten Ocularmikrometers) zusammenfällt. Wenn man jetzt das Quecksilber des Schwefelsäuregefässes mit dem positiven, das Quecksilber im Glasrohr mit dem negativen Pol einer Kette verbindet, so sieht man, dass das Quecksilber in der Capillare nach dem weitern Theile der Glasröhre zurückweicht.

Da die Verbindung zwischen den Polen der Kette durch leitende Substanzen, Quecksilber und (wasserhaltige) Schwefelsäure bewirkt wird, so haben wir es nicht mit einer offenen, sondern mit einer geschlossenen Kette zu thun. Es geht also ein elektrischer Strom vom Quecksilber im Gefäss *g* zu dem Quecksilber in der Capillare durch die Schwefelsäure. Letztere wird daher elektrolytisch zersetzt und es tritt an der Oberfläche des Quecksilbers in der Capillarröhre (dem negativen Pol) Wasserstoff auf. Dadurch wird das Quecksilber *polarisirt*, d. h. es tritt an ihm eine elektromotorische Kraft auf, welche der von der Kette stammenden entgegengesetzt gerichtet ist. Diese Kraft wächst schnell, bis sie der ersten genau gleich ist. Dann hört der elektrische Strom

auf und es ist gerade so, als wenn die Kette offen wäre.

Durch die Ausscheidung von Wasserstoff am Quecksilber werden die capillaren Eigenschaften des letztern geändert. Dies ist der Grund, warum die Quecksilberkuppe sich anders einstellt. Führt man dieselbe durch einen auf das Quecksilber ausgeübten Druck wieder in ihre frühere Stellung zurück, so ist die Höhe des dazu erforderlichen Drucks ein genaues Maass für die dem Quecksilber mitgetheilte elektrische Spannung. Kleinere Spannungen kann man auch einfach nach dem Grade der Verschiebung, welche sie bewirken, abschätzen.

Ein grosser Vorzug des Capillar-Elektrometers ist es, dass es Schwankungen der Spannung schnell anzeigt und zugleich den Sinn der Aenderung, ob Zunahme oder Abnahme, angibt. Es vereinigt also, wenn es sich um die Untersuchungen von Spannungsänderungen handelt, die Vorzüge des stromprüfenden Froschschenkels mit denen des Multiplicators. Will man die Spannungsänderungen einem grössern Zuhörerkreise demonstriren, so kann man die Bewegungen der Quecksilberkuppe auf einen Schirm projiciren. Man beleuchtet die Grenze zwischen Quecksilber und Schwefelsäure und entwirft von ihr mittels Linsen ein scharfes Bild. Da das Quecksilber undurchsichtig, die Schwefelsäure durchsichtig ist, so zeigt sich auf dem Schirm ein scharfes Bild der Quecksilberkuppe, als dunkler Streifen von dem hellen Theil gut abgegrenzt. Treten Schwankungen der Spannung ein, so zeigen sich diese am Bilde. Lässt man das Bild auf einen verticalen Spalt fallen und bewegt hinter demselben ein photographisch empfindliches Papier mit gleichförmiger Geschwindigkeit, so kann man den zeitlichen Verlauf der Schwankungen an den so gewonnenen Photogrammen genauer untersuchen.

7. Mit einem dieser im Vorstehenden beschriebenen stromprüfenden Werkzeuge oder Elektrometer ist man in

der Lage festzustellen, ob thierische oder pflanzliche Theile elektrische Wirkungen auszuüben im Stande sind. Man hat nur die zu untersuchenden Theile mit dem betreffenden Apparat zu verbinden und zu sehen, ob bei der gewählten Anordnung ein Strom vorhanden ist oder eine elektrische Spannung sich zeigt. Je empfindlicher aber das benutzte Werkzeug ist, desto schwieriger ist es auch bei Verbindung desselben mit irgendwelchem thierischen Theil keine Wirkung zu erhalten, und es würde zu Irrthümern führen, wollte man diese Wirkungen alle als durch die thierischen Theile selbst hervorgerufen ansehen. Verbindet man z. B. die Enden eines Multiplicators* mit zwei Drähten von demselben Metall, z. B. Kupfer, und taucht diese in eine leitende Flüssigkeit, z. B. verdünnte Schwefelsäure, so erhält man stets starke Ablenkungen der Magnetnadel, weil die Kupferdrähte niemals so gleichartig sind, dass sie nicht schon an sich einen schwachen Strom erzeugen. Nimmt man statt der Kupferdrähte solche von Platin, so kann man diese durch sorgfältiges Reinigen allerdings ganz gleichartig machen, aber die Gleichartigkeit ist schwer dauernd zu erhalten; es entstehen bald auch bei diesem Metall Ströme, die nur von ungleichartiger Beschaffenheit der metallischen Oberflächen herrühren. Glücklicherweise gibt es Combinationen von Metallen mit Flüssigkeiten, welche von diesen Fehlern frei sind. Zwei Stücke von Zink, welche man durch Bestreichen mit Quecksilber an ihrer Oberfläche amalgamirt, d. h. mit einem Ueberzuge von Zinkamalgam, einer Verbindung von Zink und Quecksilber, gleichmässig bedeckt hat, erweisen sich als vollkommen gleichartig, wenn sie in eine Auflösung von schwefelsaurem Zink getaucht werden, und diese Metalle behalten ihre Gleichmässigkeit auch dann, wenn elektrische Ströme

---

* Wo im Folgenden nicht ausdrücklich das Gegentheil gesagt ist, wird immer angenommen, dass die Untersuchung mit Hülfe des Multiplicators geschieht.

durch die Metalle und die Flüssigkeit geleitet werden. Wenn man den Multiplicatordraht mit solchen Streifen von amalgamirtem Zink verbindet und diese in die schwefelsaure Zinklösung taucht, so zeigt selbst ein sehr empfindlicher Multiplicator keine Ablenkung. Während es also zu groben Täuschungen Veranlassung geben würde, wenn man die Multiplicatordrähte unmittelbar an die zu untersuchenden thierischen Gewebe anlegen wollte, da sich in diesem Falle an den Berührungsstellen selbst elektrische Spannung entwickelt, kann man bei Benutzung des amalgamirten Zinks und der Lösung von schwefelsaurem Zink jede fremde Elektricitätsquelle ausschliessen. Man kann daher bei geeigneter Einschaltung thierischer Gewebe sicher sein, dass Ablenkungen der Magnetnadel, welche man beobachtet, wirklich von elektrischen Kräften herrühren, die in den thierischen Theilen ihren Sitz haben.

8. Zur Ausführung derartiger Untersuchungen hat Du Bois-Reymond, welchem wir hauptsächlich unsere Kenntniss von den elektrischen Erscheinungen der thierischen Gewebe verdanken, folgende Einrichtung benutzt (Fig. 46). Die Enden des Multiplicatordrahtes werden mit zwei Trögen oder Gefässen verbunden, die aus Zink gegossen, an ihrer äussern Fläche lackirt, an ihrer innern Höhlung aber sorgfältig amalgamirt sind. In diese Höhlung wird eine Lösung von schwefelsaurem Zink gegossen und Bäusche, die aus vielen Bogen Fliesspapier zusammengelegt und mit derselben Lösung durchtränkt sind, werden so über den Rand des Gefässes gebogen, dass sie zum Theil in die Lösung tauchen, zum Theil über den Rand hervorragen und dort mit einer scharf abgeschnittenen lothrechten Ebene endigen. Kleine Schilder aus einer isolirenden Substanz (Hartgummi) halten die Bäusche mit Hülfe von Kautschukringen in ihrer Lage fest. Rückt man die Gefässe so weit zusammen, dass die Bäusche einander berühren, oder überbrückt man den Zwischenraum zwischen den Bäuschen mit einem dritten ebenfalls

mit schwefelsaurer Zinklösung getränkten Bausch, so bleibt die Multiplicatornadel unbewegt, zum Beweise, dass in der ganzen Vorrichtung keine Ursache von Stromentwickelung vorhanden ist. Bringt man jetzt an Stelle des dritten Bausches den zu untersuchenden Körper und erhält eine Ablenkung der Nadel, so ist der Beweis geliefert, dass innerhalb dieses Körpers eine stromentwickelnde Ursache ihren Sitz haben muss. Die Vorrichtung

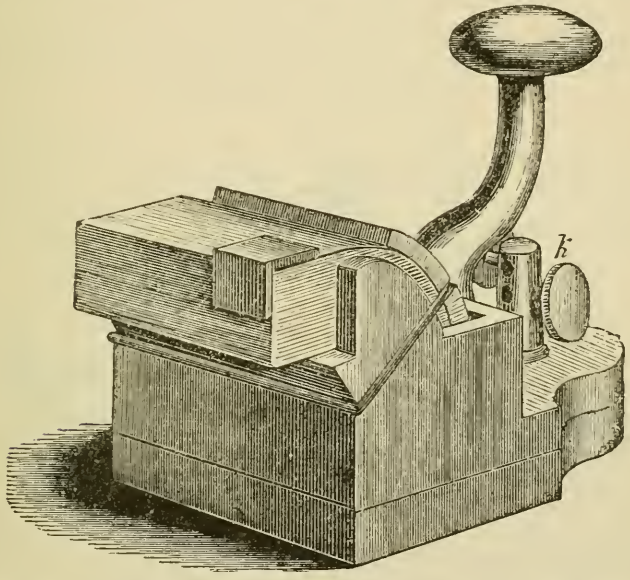


Fig. 46. Gleichartige Ableitungsgefässe von Du Bois-Reymond.

hat nur noch den einen Nachtheil, dass durch die Berührung mit der concentrirten Lösung von schwefelsaurem Zink die thierischen Theile angeätzt und in ihren Lebenseigenschaften beeinträchtigt werden. Um dies zu vermeiden, bedient man sich sogenannter Schutzschilder, d. h. dünner Platten von plastischem Thon (Porzellanerde), welcher mit einer verdünnten Kochsalzlösung von 0,6 bis 0,7 Proc. angerührt ist, indem man diese auf die Fliesspapierbäusche da auflegt, wo die zu untersuchenden Gewebe angelegt werden sollen. Der Thon schützt die

Gewebe vor der unmittelbaren Berührung mit der concentrirten Zinklösung; die in den Geweben vorhandenen elektrischen Wirkungen können aber, da der mit der Salzlösung durchtränkte Thon leitungsfähig ist, zum Zinkvitriol und so zum Multiplicator gelangen.

9. Die eben beschriebenen Ableitungsgefässe von Zink (Fig. 46) reichen für eine solche Untersuchung nicht immer aus. Die Zwischenlagerung thierischer Theile zwischen die Bäusche ist zuweilen schwer auszuführen. Zuweilen ist es auch wünschenswerth, einzelne Punkte

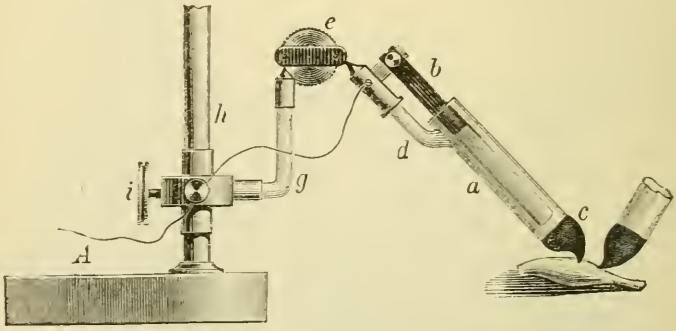


Fig. 47. Ableitungsröhren von Du Bois-Reymond.

derselben mit dem Multiplicator in Berührung zu bringen. Man wendet dann besser eine andere Art von Ableitungsgefässen an, welche in Fig. 47 dargestellt sind. Auf dem Stativ *A* ist die platte Glasröhre *a* befestigt. Das Gelenk *c* und die Verschiebung an der Säule *h* gestatten, der Glasröhre jede wünschenswerthe Lage zu geben. In dieser Röhre steckt ein amalgamirter Zinkblechstreifen *b*, der mittels eines Drahts mit dem Multiplicator verbunden werden kann. Das Glasrohr ist unten geschlossen durch einen Stopfen von plastischem, mit verdünnter Kochsalzlösung angerührtem Thon, dessen hervorragenden Theil man in eine Spitze formen kann, welche den zu untersuchenden Leiter in möglichst geringer Ausdehnung be-

rührt. Der Raum der Glasröhre wird mit concentrirter Lösung von Zinkvitriol gefüllt und so die unpolarisirbare und gleichartige Leitung zwischen dem Zinkstreif und der Thonspitze hergestellt. Ein zweiter ganz gleicher Apparat (in der Figur nur theilweise dargestellt) besorgt die Ableitung von dem andern Punkte des Leiters.

ZEHNTES KAPITEL.

1. Elektromotorische Kraft; 2. Elektrisches Gefälle; 3. Untersuchung der Spannungen bei Stromvertheilung; 4. Ableitender Bogen; 5. Strömungscurven und Spannungscurven; 6. Messung der Spannungsdifferenzen mittels des Elektrometers; 7. Mittels des Multiplicators; 8. Runder Compensator.

1. Wenn man auf die im vorigen Kapitel angegebene Weise Muskeln oder Nerven untersucht, so wird man je nach der Art der Verbindung mit dem Multiplicator bald gar keine, bald schwächere, bald stärkere Ablenkungen der Magnetnadel beobachten. Ein und derselbe Körper, z. B. ein Stück Muskel, kann bei einer bestimmten Lage einen starken Strom geben, bei einer andern Lage gar keinen. Da bei den Vorsichtsmaassregeln, die wir getroffen haben, die Entwickelung von Strömen durch die Art der Verbindung selbst ausgeschlossen ist, so müssen wir annehmen, dass die Kräfte, welche diese Ströme veranlassen, in den untersuchten Geweben vorhanden sind. Um die wechselnden Erfolge und ihre Abhängigkeit von der Lagerung der thierischen Theile verständlich zu machen, ist es daher nothwendig, vorher auseinanderzusetzen, wie sich in den Leitern vorhandene elektromotorische Kräfte bei der von uns gewählten Untersuchungsmethode durch Ablenkung der Multiplicatornadel bemerklich machen können.

Kehren wir nochmals zu der einfachen Kette zurück (Fig. 40, S. 150), an welcher wir zuerst die Wirkung des elektrischen Stromes auf eine Magnetnadel beobachtet haben. Ein Stück Zink und ein Stück Kupfer tauchen in verdünnte Schwefelsäure und ihre hervorragenden Enden sind durch einen Draht miteinander verbunden. In diesem Zustande nennt man die Kette geschlossen. In derselben kreist ein Strom, welcher im Draht vom Kupfer zum Zink, in der Flüssigkeit vom Zink zum Kupfer gerichtet ist. Untersuchen wir den Schliessungsdraht allein, so finden wir in ihm, wenn er nicht mit der Kette verbunden ist, keinen Strom, auch dann nicht, wenn er zu einem Kreise geschlossen wird. Auch in der Kette, solange sie nicht geschlossen ist, besteht kein Strom. Trotzdem muss die Ursache, welche in der geschlossenen Kette den Strom veranlasst, in der Kette gelegen sein. Verbindet man die aus der Flüssigkeit hervorragenden Enden der Metalle mit einem Elektrometer, so findet man, dass an ihnen elektrische Spannung herrscht. Diese Spannung ist an dem Kupferende positiv, an dem Zinkende negativ. Verbinden wir die beiden Metalle durch den Schliessungsdraht, so gleichen sich die beiden entgegengesetzten Spannungen durch den Draht hindurch aus. Der Vorgang dieser Ausgleichung ist es, den wir elektrischen Strom nennen. Die Ursache, welche bei der offenen Kette die Spannung an den Polen, bei der geschlossenen Kette den Strom veranlasst, nennen wir die elektromotorische Kraft der Kette.*

Wenn die beiden Metalle nicht aus der Flüssigkeit

---

* Die Quelle, aus der sich die entgegengesetzten Elektricitäten immer wieder ergänzen, ist in den chemischen Vorgängen im Innern der Kette zu suchen. Dort verbindet sich das Zink mit dem durch Zersetzung des Wassers frei gewordenen Sauerstoff und der Schwefelsäure zu Zinksulfat. Die durch diese chemische Action erzeugte Energie wird bei der gewählten Anordnung in Energie der elektrischen Strömung umgewandelt.

hervorragen, sondern sich innerhalb derselben berühren, so ist offenbar die Kette auch geschlossen, nur dass der Schliessungsbogen innerhalb der Flüssigkeit gelegen ist. Durch diesen muss dann der elektrische Strom vom Kupfer zum Zink, in der Flüssigkeit vom Zink zum Kupfer gehen. Dass dem wirklich so ist, können wir daran erkennen, dass sich an der eingetauchten Kupferfläche Bläschen entwickeln. Durch den elektrischen Strom wird das Wasser in seine Bestandtheile, Wasserstoff und Sauerstoff, zerlegt. Ersterer tritt am Kupfer auf und entweicht in Gestalt von Bläschen, letzterer verbindet

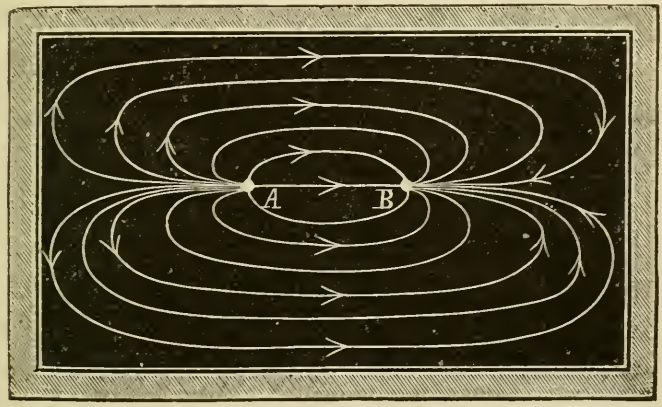


Fig. 48. Stromverzweigung in unregelmässigen Leitern.

sich mit dem Zink und der Schwefelsäure zu Zinksulfat. Obgleich wir jetzt keinen äusserlich vorhandenen Schliessungsbogen haben, sind wir dennoch im Stande, die in der Flüssigkeit und in den eingetauchten Metallen circulirenden Ströme nachzuweisen, und zwar mit Hülfe eines Princips, welches die Vertheilung elektrischer Ströme genannt wird.

Wir wollen annehmen, eine Kette k sei durch den Schliessungsdraht nicht unmittelbar geschlossen, sondern von jedem Pole gehe ein Draht aus, welcher den irgendwie gestalteten Leiter Fig. 48 in zwei Punkten A und

B berühre. Die elektrischen Ströme gehen in diesem Falle durch den Körper, aber nicht etwa blos auf der geraden Verbindungslinie zwischen A und B, sondern sie vertheilen sich überall im Körper; sie schlagen eine Menge von Leitungsbahnen ein, welche alle in den Punkten A und B zusammentreffen, an denen die elektrischen Ströme in den Körper ein- und aus ihm austreten. Wenn der eingeschaltete Körper eine einfache Gestalt hat, so lässt sich auf dem Wege der Rechnung die Gestalt der einzelnen Leitungsbahnen bestimmen; bei unregelmässigen Körpern ist dies schwer, aber durch den Versuch kann man auch hier nicht nur den Nachweis führen, dass die Elektricität sich durch den ganzen Körper verbreitet, sondern auch die Bahnen bestimmen, in denen die einzelnen Stromantheile sich bewegen.

Betrachten wir ein einfaches Beispiel, etwa einen langen cylindrischen Stab, in welchem die Elektricität an der einen Endfläche ein- und an der andern austritt, so ist es schon an und für sich wahrscheinlich, dass die Bahnen einfach der Länge des Stabes entlang parallel zur Achse verlaufen werden. Wir können den Stab durch ein Bündel einzelner Drähte ersetzen, dann wird in jedem dieser Drähte ein Theil des ganzen Stromes verlaufen. In ähnlicher Weise kann man sich jeden Körper, durch welchen ein Strom an zwei beliebigen Stellen ein- und ausgeleitet wird, in eine Anzahl von dünnen Stromfäden zerlegt denken, durch deren jeden ein gewisser Bruchtheil des ganzen Stromes fliesst: nur sind dann die einzelnen Stromfäden von ungleicher Länge und verschiedener Gestalt.

2. Wir haben gesehen, dass an den Polen einer offenen Kette eine elektrische Spannung besteht, und dass die entgegengesetzten Spannungen der beiden Pole die Ursache des Stromes im Schliessungsdrahte sind. Solange die chemische Wirkung zwischen den Metallen und der Flüssigkeit stattfindet, solange wird auch den Polen

Spannung zugeführt, welche sich durch den Schliessungsbogen ausgleicht und den Strom in ihm unterhält. Verbinden wir, während der Strom den Draht durchfliesst, die einzelnen Punkte desselben nacheinander mit dem Elektrometer, so zeigt sich, dass alle Punkte desselben Spannung zeigen. Aber diese ist an den verschiedenen Punkten des Schliessungsdrahtes verschieden. Am Berührungspunkt mit dem positiven Pole besteht die grösste positive Spannung, am Berührungspunkte mit dem negativen Pole eine ebenso grosse negative Spannung; die zwischenliegenden Punkte zeigen alle Uebergänge zwischen diesen grössten und einander entgegengesetzten Werthen.

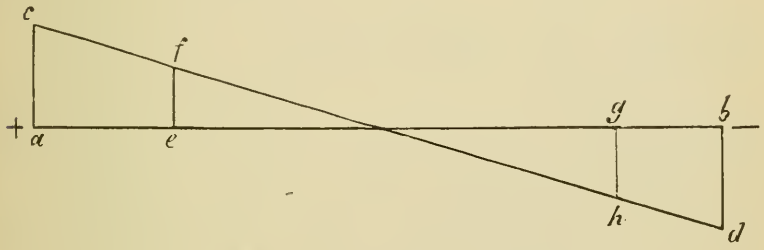


Fig. 49. Elektrisches Gefälle.

Der Draht zerfällt daher in einen positiven und einen negativen Theil, während in der Mitte ein Punkt vorhanden ist, der die Spannung Null hat. Wir können dies bildlich darstellen, indem wir die an jedem Punkte des Drahtes herrschende Spannung durch eine senkrecht auf den Draht gezeichnete Linie ausdrücken, deren Länge der Spannung des betreffenden Punktes proportional ist. Sei ab (Fig. 49) der Draht und die Linie ac der Ausdruck für die Spannung an seinem einen Ende, welches mit dem positiven Pol verbunden ist. Um anzudeuten, dass am andern Ende b, welches mit dem negativen Pol verbunden ist, die Spannung negativ, also von entgegengesetzter Art ist, zeichnen wir die Linie bd nach unten von ab. In der Mitte herrscht die Spannung $= 0$; an irgendeinem Punkte zwischen der Mitte und

dem Ende a, etwa in e, muss eine positive Spannung herrschen, welche kleiner ist wie die in a, aber grösser als 0. Sie sei ausgedrückt durch die Linie ef. Ebenso herrscht in einem Punkte zwischen der Mitte und dem Ende b, etwa in g, eine gewisse negative Spannung, welche wir durch die Linie gh ausdrücken. Wenn der Draht ganz gleichmässig ist, so nehmen die positiven Spannungen von dem Ende a nach der Mitte hin gleichmässig ab, und ebenso die negativen Spannungen von dem Ende b nach der Mitte hin. Verbinden wir die Enden der Linien, welche die Spannungen ausdrücken, so erhalten wir eine schräg verlaufende gerade Linie, welche den Draht in der Mitte schneidet und deren Abstände vom Drahte an allen Punkten die elektrischen Spannungen dieser Punkte darstellen.

Diese allmähliche Abnahme der Spannungen im Drahte kann offenbar als der eigentliche Grund für die Bewegung der Elektricität durch den Draht angesehen werden. An jeder Stelle des Drahtes stossen Theile aneinander, in welchen die Spannung von links nach rechts hin allmählich kleiner wird, und so wird die Elektricität veranlasst, in der Richtung von links nach rechts zu fliessen. Es herrscht hier ein ähnliches Verhältniss, wie in einer Röhre, durch welche Wasser fliesst; in diesem Falle ist es der Druck des Wassers, welcher von dem einen nach dem andern Ende hin allmählich und gleichmässig abnimmt. Um diese Aehnlichkeit anzudeuten, benutzen wir einen Ausdruck, welcher von strömenden Flüssigkeiten hergenommen ist; wir nennen die allmähliche Abnahme der Spannungen das elektrische Gefälle.

Es seien ab und cd zwei Drähte aus gleichem Material und von gleicher Dicke aber von verschiedener Länge (Fig. 50). Ist ab zwischen die Pole einer Kette eingeschaltet, so würde das Gefälle durch die schräge Linie ef dargestellt werden. Wird ab entfernt und cd zwischen die Pole derselben Kette eingeschaltet, so werden die Spannungen an den Enden dieselben sein, das Gefälle

für den Draht cd wird durch die schräge Linie gh dargestellt werden können. Wie man sieht, verläuft für den kürzeren Draht die Linie viel steiler, das Gefälle ist ein stärkeres; dementsprechend geht die Strömung der Elektricität in diesem Drahte mit grösserer Geschwindigkeit vor sich, der elektrische Strom ist stärker. Nehmen wir an, die beiden Drähte ab und cd wären gleichzeitig mit den Polen der Kette verbunden. Der Strom theilt sich jetzt zwischen beiden Drähten, durch jeden geht ein Antheil. Auch in diesem Falle wird die

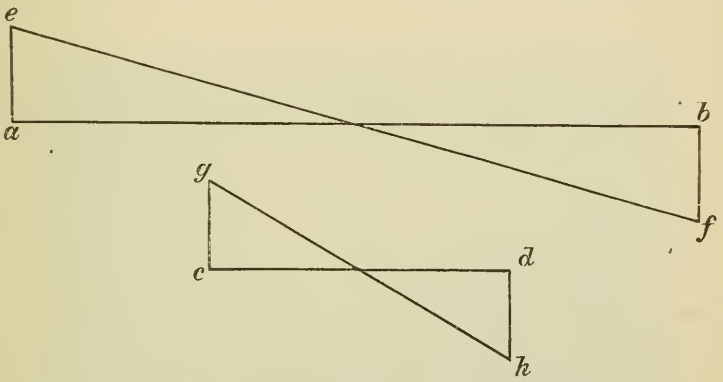


Fig. 50. Gefälle in verschiedenen Drähten.

Spannung an ihren Enden gleich sein, aber die Gefälle sind verschieden. Setzen wir an Stelle der beiden Drähte sehr viele einzelne Drähte, so gilt für alle diese dasselbe, und wenn die Drähte zu einem gemeinschaftlichen leitenden Körper zusammenschmelzen, so trifft das Gleiche auch für ihn noch zu. Wir können uns dann den ganzen Körper bestehend denken aus einzelnen Drähten, auf deren jedem ein bestimmtes Gefälle herrscht, dessen Steilheit von der Länge des betreffenden Drahtes abhängt. Diese Drähte sind aber nichts anderes als die Leitungsbahnen der elektrischen Strömung, von welchen wir in §. 1 gesprochen haben. Auch auf diesen Leitungsbahnen müssen bestimmte Gefälle vorhanden sein, und zwar um so steilere,

je kürzer die Bahnen zwischen der Ein- und der Austrittsstelle der elektrischen Strömung sind.

3. Kehren wir zu einem einfachen Drahte zurück, durch welchen ein Strom fliesst. Wenn wir zwei Punkte desselben mit zwei Elektrometern verbinden, so werden diese verschiedene Spannungen anzeigen: der Unterschied wird um so grösser sein, je weiter die beiden Punkte voneinander entfernt sind. Verbinden wir die Punkte durch einen gebogenen Draht, so können wir diesen neuen Draht und den Theil des ursprünglichen, welcher

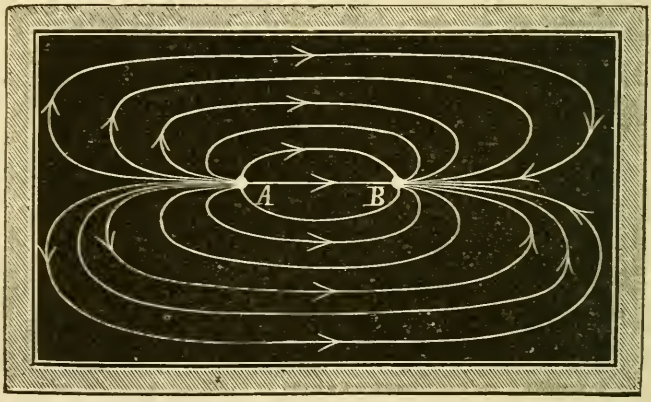


Fig. 51. Strombahnen in einem Leiter.

zwischen den berührten Punkten liegt, als einen verzweigten Leiter auffassen. Durch den angelegten Bogen wird dann ein Bruchtheil des Stromes fliessen, welcher von dem Punkte grösserer Spannung zu dem Punkte geringerer Spannung gerichtet ist. Wenn in dem angelegten Draht ein Multiplicator eingeschaltet ist, so wird die Nadel desselben eine Ablenkung erfahren. Dasselbe gilt auch für jede der vielen Strombahnen eines irgendwie gestalteten Leiters. Wenn sich in dem Körper AB (Fig. 51) die Elektricität in verschiedenen Leitungsbahnen bewegt, so muss ein Strom entstehen, wenn wir

einen gebogenen Draht mit seinen Enden an Punkte anlegen, an denen verschiedene Spannung herrscht, gleichgültig ob diese Punkte zu derselben oder zu verschiedenen Strombahnen gehören. Wenn der gebogene Draht einen Multiplicator enthält, so wird die Nadel abgelenkt werden. Dahingegen muss es auf zwei verschiedenen Leitungsbahnen immer Punkte geben, welche gleiche Spannung haben. Denn auf jeder solchen Bahn beginnt die Spannung mit einem gewissen positiven Werthe (bei A) und geht durch den Werth Null hindurch zu einem gewissen negativen Werthe (bei B). Die Multiplicatornadel wird also in Ruhe bleiben müssen, wenn wir die beiden Enden des Multiplicatordrahts nicht an zwei Punkte verschiedener Spannung, sondern an zwei Punkte gleicher Spannung anlegen. Hierdurch sind wir in den Stand gesetzt, bei einem jedem Körper, in welchem elektrische Ströme in irgendeiner Weise sich bewegen, zu untersuchen, ob zwei Punkte gleiche oder ungleiche Spannung haben. Durch eine systematische Untersuchung dieser Art werden wir also einen Einblick in die Form und Lage der Leitungsbahnen im Innern des betreffenden Körpers gewinnen.

4. Legen wir an irgendeinen von Strömen durchflossenen Leiter einen gekrümmten Draht mit seinen beiden Endpunkten an, so kann sich ein Theil der Ströme, welche im Leiter vorhanden sind, auch durch diesen Draht ergiessen. Wir leiten also gleichsam einen Theil der Strömung aus dem Körper ab, um ihn der Untersuchung zugänglich zu machen. Unter Umständen kann dies auf die Strömungsvorgänge in dem Leiter verändernd einwirken. Wir wollen annehmen, dass dies nicht der Fall sei, dass also die Spannungen an den berührten Punkten durch die Anlegung des Drahtes an den Leiter nicht wesentlich geändert werden.* Dann wird die Rich-

* Unter welchen Umständen diese Annahme zutrifft, wird aus den weiteren Erörterungen hervorgehen; jedenfalls lassen sich die Einrichtungen derart treffen, dass es der Fall ist.

tung und Stärke des Stromes, welcher in dem Leiter entsteht, nur von dem Unterschied der Spannungen an den berührten Punkten und von dem Widerstand des angelegten Leiters abhängen.

Einen solcher Art an einen von Strömen durchflossenen Leiter angelegten Draht nennen wir einen ableitenden Bogen, die Enden des Drahtes, mit denen er den zu untersuchenden Leiter berührt, die Fusspunkte des Bogens und die Entfernung der Fusspunkte voneinander seine Spannweite.

Auf die Beschaffenheit des Bogens kommt es im übrigen nicht an. Er kann aus einem oder mehrern Drähten zusammengesetzt sein, er kann feuchte Leiter enthalten oder nicht. Nur eine Bedingung muss erfüllt sein: Durch die Berührung des ableitenden Bogens mit dem zu untersuchenden Leiter müssen keine elektrischen Wirkungen entstehen. Wir haben schon gesehen, dass dies bei Anlegung metallischer Drähte an die feuchten thierischen Theile nicht zu vermeiden ist. Deswegen müssen also die Drahtenden des Bogens mit den oben beschriebenen Ableitungsgefässen oder Ableitungsröhren (Fig. 46 und 47) verbunden werden. Ein so beschaffener Bogen, der an und für sich und durch seine Anlegung an den zu untersuchenden Leiter keine Ursache zur Stromentwickelung gibt, wird ein gleichartiger Bogen genannt.

Um eine vollständige Kenntniss von der Vertheilung der Spannungen in einem Leiter zu erlangen, müssten wir augenscheinlich alle Punkte desselben nach und nach mit den Fusspunkten des gleichartigen ableitenden Bogens berühren. Dies ist für die Oberfläche des Körpers leicht möglich; für das Innere schwer, häufig gar nicht ausführbar. Wir müssen uns daher in der Regel mit der Untersuchung der Oberfläche begnügen und müssen sehen, welche Schlüsse aus ihr auf die Beschaffenheit des Innern gezogen werden können.

5. Zwei Fälle sind zu unterscheiden. Entweder ist der zu untersuchende Körper an und für sich elektrisch unwirksam und es werden ihm von aussen elektrische Ströme zugeführt, deren Vertheilung im Innern untersucht werden soll. Oder aber die untersuchten Körper sind selbst Sitz elektromotorischer Kräfte und die dadurch hervorgerufenen Strömungen bilden den Gegenstand der Untersuchung. Dieser Fall liegt uns bei den Muskeln und Nerven vor. Wenn bei Einschaltung derselben zwischen den Enden eines gleichartigen Bogens elektrische

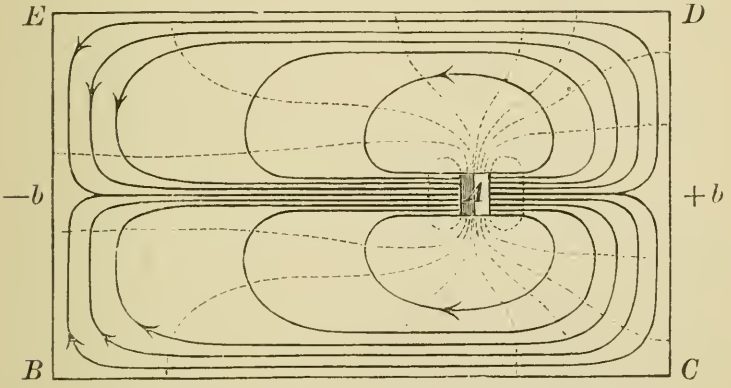


Fig. 52. Strömungscurven und Spannungscurven.

Wirkungen sich zeigen, so müssen diese in den thierischen Theilen selbst ihren Ursprung haben. Wenn in andern Fällen keine solche Wirkung auftritt, so kann dies davon herrühren, dass bei der gewählten Anordnung die Fusspunkte des ableitenden Bogens an Stellen gleicher Spannung angelegt worden sind.

Sei *BCDE* (Fig. 52) ein Durchschnitt durch einen Körper, in welchem eine elektromotorische Kraft vorhanden ist. Der Einfachheit wegen wollen wir annehmen, der Körper sei ein regelmässiger Cylinder und die elektromotorische Kraft in seiner Achse gelegen. Dann wird die Vertheilung der Strombahnen rings um die Achse vollkommen symmetrisch angeordnet sein und das, was

wir für den gezeichneten Durchschnitt $BCDE$ entwickeln, wird auch für jeden andern durch die Achse gelegten Durchschnitt gelten. Im Punkte A sei der Sitz der elektromotorischen Kraft*, welche die positive Elektricität nach rechts und die negative Elektricität nach links hin in Bewegung setzt. Der ganze Körper wird dann mit Strömungsbahnen erfüllt sein. In dem Cylinder haben wir uns diese Bahnen flächenartig zu denken und erhalten so Strömungsflächen, welche einander zwiebelschalenartig umhüllen. In unserm Durchschnitt stellen sie sich als geschlossene Curven dar, die alle durch den Punkt A gehen. Sie sind in der Figur durch ausgezogene Linien dargestellt. Auf jeder dieser Bahnen herrscht, wie wir wissen, ein bestimmtes Gefälle, d. h. auf jeder derselben ist der Punkt dicht rechts neben A am stärksten positiv, die Spannung nimmt bis zur Mitte hin, wo sie Null ist, allmählich ab, wird dann negativ und dicht links neben A ist die negative Spannung am grössten. Dies gilt für alle Curven oder Leitungsbahnen. Auf jeder derselben gibt es einen Punkt, wo die Spannung $= 0$ ist, rechts von ihm einen, wo die Spannung $+ 1$ ist, noch weiter rechts einen, wo die Spannung $+ 2$ ist, bis zur grössten Spannung bei A, und ebenso gibt es auf jeder Curve links von dem Nullpunkte Punkte von der Spannung $- 1$, $- 2$ u. s. w. Verbinden wir alle Punkte gleicher Spannung miteinander, so erhalten wir ein zweites System von Curven, welche auf den Strömungscurven normal oder senkrecht stehen. Einige von ihnen sind in unserer Figur durch punktirte Linien dargestellt. Wir haben eine Curve, welche alle Punkte der Spannung Null verbindet, eine andere für die Spannung $+ 1$ u. s. f. Diese Curven werden Spannungscurven

* Um für diese elektromotorische Kraft eine physikalische Unterlage zu haben, können wir uns denken, der Cylinder bestehe aus einer leitenden Flüssigkeit, und im Punkte A sei ein Körper, welcher halb aus Zink, halb aus Kupfer besteht, angebracht.

oder isoelektrische Curven genannt. In dem Cylinder, dessen Durchschnitt hier gezeichnet ist, entsprechen ihnen gekrümmte Flächen, welche die vorher erwähnten Strömungsflächen normal durchschneiden, und welche Spannungsflächen oder isoelektrische Flächen heissen. An der Oberfläche des Cylinders treten die isoelektrischen Flächen zu Tage. Sie schneiden die Oberfläche in krummen Linien, welche in unserm einfachen Falle lauter Kreise sind, die auf der Cylinderoberfläche parallel den Endflächen verlaufen. Die isoelektrische Fläche von der Spannung Null schneidet den Cylinder rechts von seiner Mitte und theilt ihn in zwei ungleiche Hälften, von denen die rechte positiv, die linke negativ ist. Die isoelektrischen Curven grösster positiver und grösster negativer Spannung treffen die Oberfläche in den Mittelpunkten der Endflächen des Cylinders, welche in unserer Figur mit $+ b$ und $- b$ bezeichnet sind.

So einfach wie in diesem Falle sind die Verhältnisse nicht immer. Wenn der betreffende Körper kein regelmässiger Cylinder ist, und wenn die elektromotorische Kraft nicht genau in der Achse ihren Sitz hat, ist die Anordnung der Strömungs- wie der isoelektrischen Flächen eine verwickeltere. Dementsprechend verlaufen dann auch die Curven gleicher Spannung auf der Oberfläche in anderer Weise. Immer aber muss, wenn im Innern des Körpers eine elektromotorische Kraft vorhanden ist, dieser eine bestimmte Anordnung der Spannungen an der Oberfläche des Körpers entsprechen. Diese Anordnung der Spannungen an der Oberfläche können wir durch systematische Untersuchungen mit dem ableitenden Bogen feststellen und aus ihr können wir Schlüsse auf den Sitz der elektromotorischen Kraft im Innern ziehen.

6. Um die absoluten Werthe der Spannungen an jedem Punkte der Oberfläche zu messen, müssten wir nach und nach jeden dieser Punkte mit einem der früher beschriebenen Elektrometer verbinden. Wir müssten aber auch

den zu untersuchenden Körper sorgfältig isoliren. Thun wir das nicht, sondern steht ein Theil der Körperoberfläche mit der Erde in leitender Verbindung, so würde dieser Theil immer die Spannung Null annehmen. Stellen wir uns vor, ein Punkt der Oberfläche sei zur Erde abgeleitet und wir messen die Spannung aller andern Punkte. Verlegen wir jetzt die Verbindung mit der Erde an irgendeinen andern Punkt, z. B. an einen solchen, der bei der ersten Untersuchung die Spannung $+ a$ zeigte. Jetzt wird dieser Punkt die Spannung Null haben. Die weitere Untersuchung wird uns dann zeigen, dass auch alle andern Punkte ihre Spannungswerthe um den Betrag a geändert haben. Ein Punkt, welcher früher die Spannung Null hatte, hat jetzt die Spannung $- a$; ein anderer, der früher die Spannung b hatte, hat jetzt die Spannung $b - a$ u. s. f.

Hieraus geht hervor, dass es für die Untersuchung der Spannungsvertheilungen an der Oberfläche und für die aus ihr zu ziehenden Folgerungen über die den Körpern zukommenden elektromotorischen Kräfte gar nicht auf die absoluten Werthe der Spannungen an den einzelnen Punkten, sondern nur auf die Differenzen dieser Spannungen ankommt. Sie allein werden durch die Lage, Richtung und Stärke der elektromotorischen Kraft bestimmt. Und ihre Kentniss allein genügt, um Schlüsse auf die Lage und Richtung der Strom- und isoelektrischen Curven zu ziehen. Punkte, welche gleiche Spannung haben, deren Differenz also $= 0$ ist, gehören entweder einer und derselben isoelektrischen Curve an oder zweien solchen von gleichem Spannungswerth. Punkte, welche ungleiche Spannung haben, gehören verschiedenen isoelektrischen Curven an. Ihre Spannungsdifferenz muss gemessen werden, wenn man weitere Schlüsse ziehen will.*

---

* Bei der Darstellung der Untersuchungsergebnisse wird es bequemer sein, bestimmte Angaben über die Spannungen der einzelnen Punkte zu machen. Man thut dies, indem man still-

Die Messung dieser Spannungsdifferenzen zwischen verschiedenen Punkten kann in exacter Weise mit dem Capillarelektrometer geschehen. Verbindet man zwei Punkte, welche verschiedene Spannungen haben, mit den Drähten p^1 und p^2 (Fig. 45) und zwar so, dass der negative Punkt mit dem Quecksilber in der Capillarröhre verbunden ist, so wird zwar anfangs ein Strom durch die Schwefelsäure gehen, aber dieser wird die Oberfläche des Quecksilbers in der Capillarröhre durch Ausscheidung von Wasserstoff schnell so weit polarisiren, bis die durch die Polarisation entstehende, der ursprünglichen entgegengesetzt gerichtete Spannungsdifferenz der erstern gleich ist. Dann hört jeder Strom auf. Aus der im Capillarrohr entstandenen Verschiebung oder, genauer gesagt, aus dem zu ihrer Ausgleichung erforderlichen Druck kann, wie wir gesehen haben, die Spannungsdifferenz der beiden abgeleiteten Punkte unmittelbar berechnet werden.

7. Die Messung der Spannungsdifferenzen erfolgt also bei diesem Instrument durch Herstellung einer Gegenwirkung von gleicher Grösse. Das Gleiche lässt sich auch bei Anwendung des Multiplicators erreichen, nur mit dem Unterschiede, dass die Gegenwirkung nicht wie beim Capillarelektrometer durch die Einrichtung des Apparats von selbst eintritt, sondern von dem Experimentator absichtlich hinzugefügt wird. Will man die Schwere irgendeines Körpers bestimmen, so legt man ihn auf eine Wagschale und legt auf die andere so lange Gewichte, bis die Wage wieder im Gleichgewicht ist. Da in diesem Falle die beiden Gewichte in ihren Wirkungen auf den Wagbalken sich gegenseitig aufheben, so müssen sie ein-

schweigend voraussetzt, irgend eine isoelektrische Curve sei zur Erde abgeleitet, habe also die Spannung Null. Bei der Darstellung der Versuchsergebnisse an Muskeln und Nerven in den folgenden Kapiteln wird dies immer die Grenze zwischen Längsschnitt und Querschnitt sein.

ander gleich sein. Dieses allgemein bekannte Princip ist einer bedeutenden Verallgemeinerung fähig. Wir wollen z. B. die Anziehung bestimmen, welche ein Magnet auf ein Stück Eisen ausübt. Wir hängen das Eisen an das eine Ende des Wagbalkens und an das andere Gewichte, bis der Wagbalken wieder im Gleichgewicht ist. Nun legen wir den Magneten unter das Eisen; durch die magnetische Anziehung wird das Gleichgewicht gestört; wir müssen am andern Ende des Wagbalkens Gewichte hinzufügen, um es wiederherzustellen. Die Grösse der

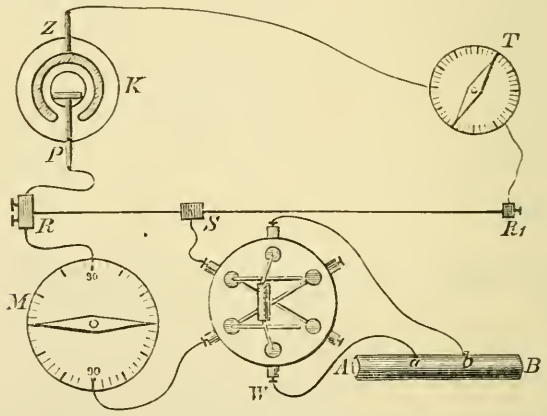


Fig. 53. Messung von Spannungsdifferenzen durch Compensation.

dazu erforderlichen Gewichte ist dann ein Maass für die Anziehung zwischen Magnet und Eisen bei der im Versuch eingehaltenen Entfernung beider voneinander.

In unserm Falle beobachten wir bei Anlegung des ableitenden Bogens eine Ablenkung am Multiplicator als Folge des Unterschiedes der Spannungen an den Fusspunkten des ableitenden Bogens. Diesen Unterschied wünschen wir zu messen. Können wir durch irgendeine Wirkung die Ablenkung des Multiplicators in entgegengesetztem Sinne beeinflussen und zwar so stark, dass der Multiplicator eben gerade keine Ablenkung mehr

zeigt, so müssen die beiden Wirkungen einander gleich sein, und die eine kann als Maass der andern dienen.

Ein solches Verfahren bezeichnet man als Messung durch Compensation. Im vorliegenden Falle hebt man die Wirkung der einen Spannungsdifferenz durch die einer andern Spannungsdifferenz auf, welche man beliebig verändern kann. Dazu gibt das früher schon beschriebene Rheochord ein bequemes Mittel ab.

Sei RR_1 (Fig. 53) ein geradlinig ausgespannter Draht (die Rheochordsaite), durch welchen von der Kette K ein Strom geleitet wird. Der Strom durchfliesse den Draht in der Richtung von R nach R_1. T ist ein Multiplicator, durch dessen Ablenkungen wir uns überzeugen können, dass der Strom dieser Kette in seiner Stärke constant bleibt. Die übrigen in der Figur angegebenen Theile wollen wir vorderhand noch als nicht vorhanden betrachten. Nach dem, was wir früher gesehen haben (§. 2), muss auf der Rheochordsaite ein bestimmtes elektrisches Gefälle bestehen. Die Spannung ist in R am grössten und nimmt von da nach R_1 hin allmählich ab. Die Abnahme muss, da die Saite ganz gleichartig ist, ganz regelmässig erfolgen, das heisst, die Differenz zwischen der Spannung irgendeines Punktes der Saite und der Spannung bei R muss proportional sein der Entfernung dieses Punktes von R. Nun denken wir uns irgendeinen Körper AB, welcher eine elektromotorische Kraft enthält. Zwei Punkte der Oberfläche, a und b, haben infolge dessen verschiedene Spannungen, deren Differenz gemessen werden soll. Wir verbinden a durch einen Draht unter Einschaltung eines möglichst empfindlichen Multiplicators mit R, b verbinden wir durch einen Draht mit einem Schieber S, welcher auf der Rheochordsaite gleitet. Auf den Multiplicator M wirken jetzt zwei Spannungsdifferenzen. Erstens die Spannungsdifferenz zwischen den Rheochordpunkten R und S, zweitens die Spannungsdifferenz zwischen den Punkten a und b. Hat a eine grössere positive Spannung als b, so wirken beide Spannungsdifferenzen

in entgegengesetztem Sinne.* Da wir durch Verschiebung von S die Spannungsdifferenz zwischen R und S verändern können, so lässt sich eine Stellung des Schiebers finden, wo die beiden Wirkungen sich gerade compensiren, bei der deshalb der Multiplicator gar keine Ablenkung zeigt. Es ist dann offenbar

$$\underbrace{R - S}_{\text{Spannungsdifferenz der beiden Rheochordpunkte.}} - \underbrace{a - b}_{\text{Spannungsdifferenz der beiden Leiterpunkte.}} = 0$$

oder $R - S = a - b$

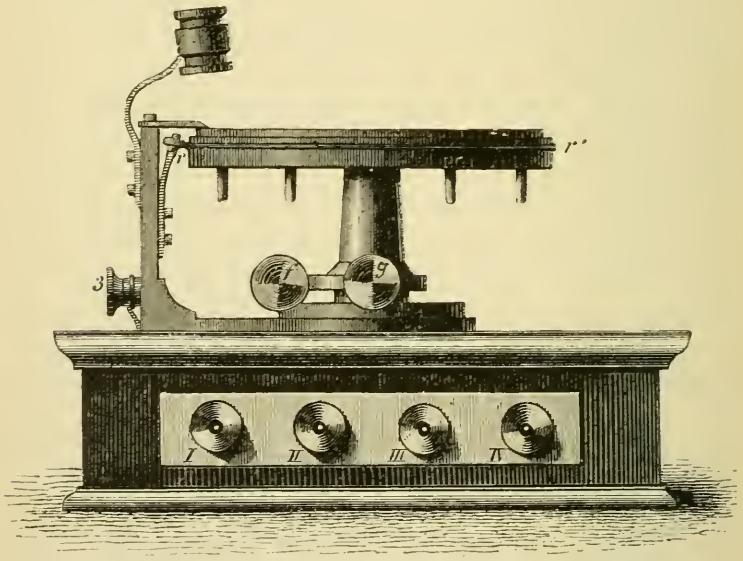


Fig. 54. Runder Compensator von Du Bois-Reymond.

das heisst: die Differenz der Spannungen zwischen a und b ist gleich der Differenz der Spannungen zwischen R und S. Letztere erscheint zunächst als ein Längenmaass, in Millimetern ausgedrückt; aber jeder Millimeter

* Hätte b eine grössere positive Spannung als a, so müsste man a mit S und b mit R verbinden. Die Wippe W gestattet, die Art der Verbindung zwischen a und b einerseits und R und S andererseits schnell zu vertauschen.

bedeutet bei einem bestimmten Rheochorddraht und einer bestimmten Stärke des durch ihn geleiteten Stromes einen bestimmten Bruchtheil einer bekannten elektrischen Span-

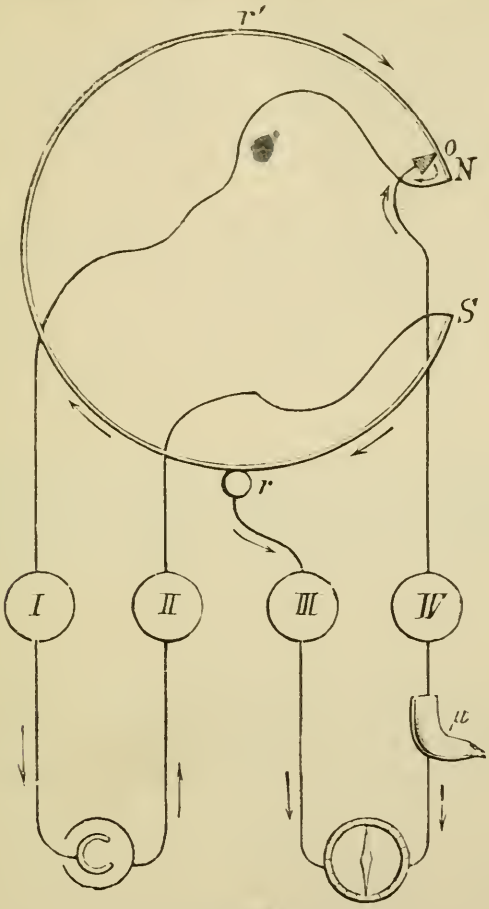


Fig. 55. Schema einer elektrischen Maassbestimmung mit dem runden Compensator.

nungsdifferenz oder, wie wir auch sagen können, einer bestimmten elektromotorischen Kraft.

8. Zur bequemen Ausführung solcher Messungen hat Du Bois-Reymond einen „runden Compensator" (Fig. 54) angegeben, bei welchem der Rheochorddraht rr' auf dem

Umfang einer kreisrunden Scheibe von Hartkautschuk angebracht ist. Anfang und Ende des Drahtes stehen mit den Klemmen *I* und *II* in Verbindung; vom Anfang geht ausserdem ein Draht zur Klemme *IV*. Die Klemme *III* ist mit dem Röllchen *r* in Verbindung, das durch Federkraft gegen den Draht angepresst wird und die Stelle des Schiebers vertritt. Indem man die Scheibe dreht, wird die Länge des eingeschalteten Rheochordantheils verändert.

Die ganze Anordnung wird durch Fig. 55 noch deutlicher werden, welche zugleich als ein Schema der Versuche an einem Muskel dienen kann. *Nr' rS* ist der kreisrunde Rheochorddraht, durch den der Strom der „Messkette" in der Richtung der Pfeile fliesst. μ ist ein Muskel, dessen zwei mit dem Multiplicator verbundene Oberflächenpunkte einen Strom geben, welcher durch den vom Rheochord in den Punkten *r* und *o* abgezweigten Stromantheil gerade compensirt wird. Die Länge *or* des Rheochorddrahtes, bei welcher dies geschieht, gibt die Differenz der Spannungen der abgeleiteten Muskelpunkte in dem festgesetzten Maass („Compensatorgrade") an. Diese Länge wird gefunden, indem man die runde Scheibe und damit den Platindraht dreht, bis der Multiplicator keine Ablenkung mehr zeigt. Mit Hülfe der Lupe kann man die eingeschaltete Drahtlänge vom Anfangspunkt *o* bis zur Rolle *r* auf einer Kreistheilung ablesen.

ELFTES KAPITEL.

1. Das regelmässige Muskelprisma; 2. Ströme und Spannungen am Muskelprisma; 3. Muskelrhombus; 4. Unregelmässige Muskelrhomben; 5. Strom des Gastroknemius.

1. Wir beginnen die Untersuchung der elektrischen Erscheinungen an thierischen Geweben mit den Muskeln

und zwar wollen wir zunächst nur einzelne ausgeschnittene Muskeln prüfen. Da auch an solchen die Erscheinungen zuweilen sehr verwickelt sind, wird es gut sein, von einem verhältnissmässig einfachen Fall auszugehen. Wenn dieser nicht ein natürlich gegebener ist, sondern wenn wir den Muskel zum Zweck der vorliegenden Untersuchung künstlich hergerichtet anwenden, so wird sich das durch die Erleichterung, welche es dem Verständniss der später zu betrachtenden verwickelten Fälle bietet, hinlänglich rechtfertigen.

Wir schneiden aus einem regelmässigen, parallelfaserigen Muskel durch zwei glatte, senkrecht auf die Faserrichtung geführte Schnitte ein Stück heraus. Ein solches Stück wollen wir ein regelmässiges Muskelprisma nennen.

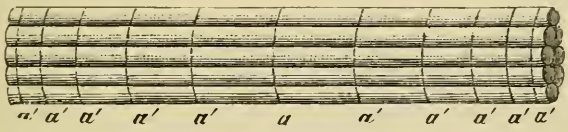


Fig. 56. Regelmässiges Muskelprisma.

Es ist je nach der Form des Muskels, den wir benutzen, drehrund, oder mehr oval, oder platt bandförmig; darauf kommt es nicht an, ebenso wenig auf seine Länge oder Dicke. Wesentlich ist nur, dass alle Muskelfasern untereinander parallel sind und dass die beiden Schnitte senkrecht auf diese Richtung geführt sind. Ein Schema eines solchen regelmässigen Muskelprismas stellt Fig. 56 dar. Die wagerechten Streifen stellen die einzelnen Faserbündel dar. Die Mantelfläche des Prismas, welche also der Oberfläche der Fasern entspricht, nennen wir den Längsschnitt, die senkrecht darauf stehenden Endflächen die Querschnitte des Muskelprismas. Die normal zur Faserrichtung verlaufenden Linien sind Spannungscurven, wie wir gleich sehen werden.

An einem solchen regelmässigen Muskelprisma zeigt

sich eine sehr einfache Vertheilung der Spannungen. Alle Spannungs- oder isoelektrischen Curven laufen an der Oberfläche den Querschnitten parallel. In der Mitte verläuft eine Linie rund um das Muskelprisma, welche dasselbe in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Wir nennen sie den elektromotorischen Aequator. An ihr herrscht die grösste positive Spannung, welche überhaupt an der Oberfläche zu finden ist. Jeder Punkt des Aequators hat eine grössere positive Spannung, als irgendein anderer Punkt des Längs- oder Querschnitts. Vom Aequator nach beiden Seiten hin nehmen auf dem Längsschnitt die positiven Spannungen allmählich und zwar nach beiden Seiten hin gleichmässig ab, bis sie an der Grenze zwischen Längsschnitt und Querschnitt Null werden.

An den Querschnitten selbst ist die Spannung überall negativ, aber in der Mitte derselben herrscht die grösste negative Spannung und nimmt regelmässig nach den Grenzen des Längsschnitts hin ab.

2. Aus dieser Vertheilung der Spannungen kann leicht abgeleitet werden, welche Erscheinungen ein Muskel zeigen wird, wenn wir ihn zwischen die Bäusche der oben beschriebenen Ableitungsgefässe, oder zwischen die Ableitungsröhren einschalten, welche die Fusspunkte des ableitenden Bogens darstellen. Wir werden offenbar keinen Strom erhalten, wenn zwei Punkte des Aequators oder zwei Punkte einer und derselben beliebigen andern Spannungscurve abgeleitet werden. Aber wir werden auch keinen Strom erhalten, wenn zwei verschiedene zu beiden Seiten des Aequators gelegene Punkte miteinander verbunden werden, falls diese Punkte gleich weit vom Aequator abstehen. Ebenso wenig werden wir einen Strom bekommen, wenn die beiden Querschnitte an die Bäusche angelegt werden. Dagegen müssen wir einen Strom beobachten, sobald irgendein Punkt des Längsschnitts und irgendein Punkt eines der Querschnitte verbunden werden, oder wenn zwei Punkte des Längsschnitts, welche

ungleichweit vom Aequator entfernt sind, oder endlich wenn zwei Punkte eines und desselben oder auch der beiden Querschnitte miteinander verbunden werden, welche ungleichweit von den Mittelpunkten entfernt sind. Die stärksten Ströme werden wir erhalten, wenn wir einen Punkt des Aequators mit dem Mittelpunkt eines Querschnitts verbinden; schwächere Ströme bei Verbindung zweier unsymmetrischer Punkte des Längsschnitts oder zweier unsymmetrischer Punkte der Querschnitte. Alle diese Fälle sind in Fig. 57 dargestellt. Das Rechteck

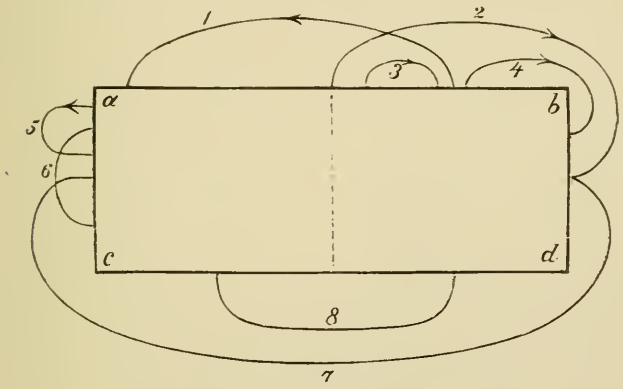


Fig. 57. Ströme des Muskelprismas.

abcd stellt einen Schnitt durch die Achse des Muskelprismas dar; *ab* und *cd* sind die Durchschnitte durch den Längsschnitt, *ac* und *bd* sind die Durchschnitte durch die Querschnitte. Die gebogenen Linien stellen die ableitenden Bogen und die Pfeile die Richtung der in diesem entstehenden Ströme vor. In den Bogen 6, 7, 8, welche symmetrische Punkte verbinden, entsteht gar kein Strom.

Die Spannungen nehmen am Längsschnitt nicht gleichmässig ab, sondern von dem Aequator nach den Enden hin immer schneller. Wenn wir daher diejenigen isoelektrischen Curven aufsuchen, deren Spannungen um

eine bestimmte Grösse voneinander verschieden sind, so stehen diese in der Mitte des Muskelprismas voneinander entfernt, rücken aber immer näher aneinander, je mehr wir uns der Querschnittsgrenze nähern (vgl. Fig. 56). Stellen wir für eine Längsschnittseite die an jedem Punkte vorhandene Spannung durch die Höhe einer geraden Linie dar, die senkrecht auf der Längsschnittseite errichtet wird, so ist die Verbindungscurve der Köpfe dieser Linien deshalb in der Mitte des Längsschnitts flach und fällt gegen die Querschnittsgrenze hin steil ab. Etwas Aehnliches findet am Querschnitt statt, wo gleichfalls gegen die Längsschnittsgrenze hin die Spannungscurven für gleiche Spannungsdifferenzen näher zusammenstehen als in der Mitte. Bei gleicher Entfernung der Fusspunkte des ableitenden Bogens sind daher die Ströme sowol am Längsschnitt wie am Querschnitt um so stärker, je näher an der Grenze zwischen Längsschnitt und Querschnitt untersucht wird. Um diese Verhältnisse zu übersehen, dient Fig. 58, die bei *A* die Spannungen an einer Längsschnittseite, und an einer Querschnittseite des in Fig. 57 gezeichneten Durchschnitts darstellt, während bei *B* die Spannungscurven an einem Querschnitt dargestellt sind. Letztere sind, wenn das Muskelprisma drehrund gedacht wird, concentrische Kreise. Um die Richtung und Stärke des Stromes zu beurtheilen, welche bei Anlegung eines leitenden Bogens an zwei beliebigen Punkten des Muskelprismas entsteht, hat man nur nöthig die Differenz der Spannungen an den Fusspunkten des Bogens zu bestimmen und dabei zu beachten, dass für den Fall, wo an einem dieser Punkte positive, am andern negative Spannung herrscht, der Strom stets von dem positiven Punkte durch den Bogen zum negativen gerichtet ist; für den Fall aber, dass beide Fusspunkte positiv oder beide negativ sind, der Strom im Bogen von dem positivern Punkte zum weniger positiven oder von dem weniger negativen zum negativern Punkte geht. Aus den Curven der Fig. 58 *A* und *B*, welche die Spannungen angeben, lassen sich

daher die Ströme, welche in Fig. 57 angedeutet sind, leicht ableiten.

3. Nehmen wir wieder einen parallelfaserigen Muskel und schneiden aus demselben ein Stück heraus, aber so, dass die Querschnitte nicht senkrecht auf die Richtung der Fasern, sondern schräg gegen dieselbe geneigt sind. Ein solches Stück wollen wir einen Muskelrhombus nennen, und zwar einen regelmässigen Muskelrhombus, wenn die Querschnitte einander parallel

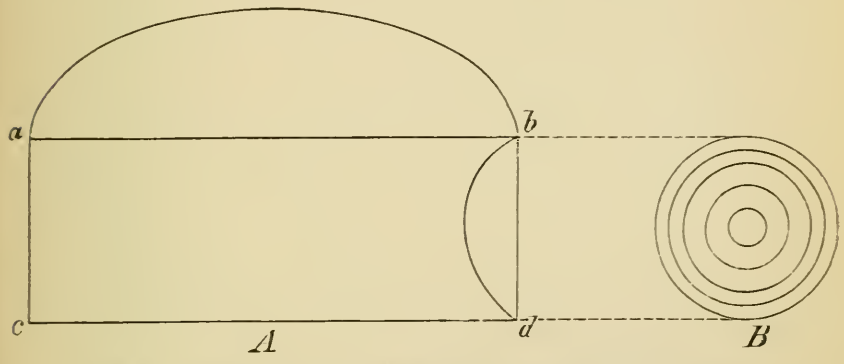


Fig. 58. Spannungen am Längsschnitt und am Querschnitt des regelmässigen Muskelprismas.

sind, sonst aber einen unregelmässigen Muskelrhombus. An einem solchen Muskelrhombus ist die Vertheilung der Spannungen und die daraus folgende Form der isoelektrischen Curven nicht so einfach wie an Muskelprismen. Die isoelektrischen Curven laufen nicht, wie bei dem Muskelprisma, einander parallel, sondern haben eine verwickelte Form.

Zwar bleibt auch in diesem Falle der grosse Gegensatz zwischen Längsschnitt oder Mantelfläche des Rhombus und den Querschnitten bestehen. Erstere sind immer positiv, letztere negativ. Aber am Längsschnitt sowol wie am Querschnitt macht sich ein Gegensatz zwischen den stumpfen und den spitzen Ecken bemerklich. An

den stumpfen Ecken des Längsschnitts ist die positive Spannung grösser als an den spitzen Ecken, und ebenso ist an den spitzen Ecken des Querschnitts die negative Spannung grösser als an den stumpfen. Am regelmässigen Muskelrhombus entsteht infolge dessen eine Verschiebung der Spannungscurven, von denen Fig. 59 eine Vorstellung zu geben sucht. Stellen wir uns vor, der Muskel, aus welchem wir den Rhombus geschnitten haben, sei cylindrisch gewesen. Dann werden die beiden Querschnitte Ellipsen darstellen, und zwar bei einem regelmässigen

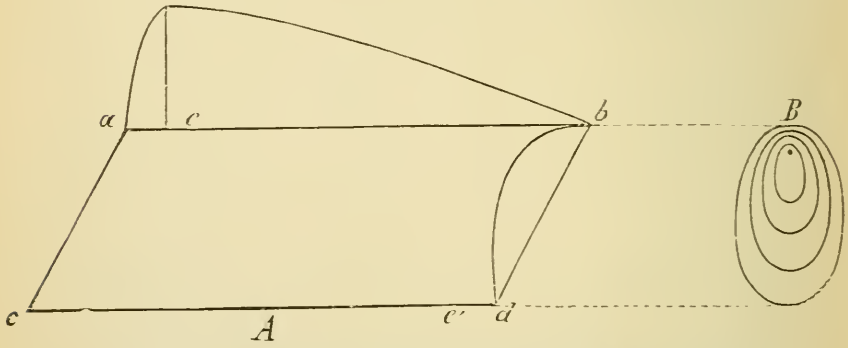


Fig. 59. Spannungen an einem regelmässigen Muskelrhombus.

Muskelrhombus zwei gleiche Ellipsen. Ein durch die langen Achsen dieser beiden Ellipsen gelegter Schnitt stellt dann ein ungleichseitiges Parallelogramm mit zwei stumpfen und zwei spitzen Ecken (Rhomboid) vor. Unsere Figur zeigt einen solchen Durchschnitt. ab und cd entsprechen darin dem Längsschnitt, ac und bd den Querschnitten. Letztere sind identisch mit den langen Achsen der wirklichen Querschnitte. Auf den Längsschnittseiten finden wir die grössten positiven Spannungen nicht mehr in der Mitte, sondern nach den stumpfen Ecken hin verschoben, bei c und c'. Die Spannungen fallen von da nach den stumpfen Ecken hin sehr steil, nach den spitzen Ecken hin allmählich ab. Auf den Querschnitten

finden wir die grösste negative Spannung in der Nähe der spitzen Ecken; der Abfall ist nach den spitzen Ecken hin ein sehr steiler, nach den stumpfen Ecken hin ein allmählicher.

Die isoelektrischen Curven (Fig. 59 *B*) eines solchen regelmässigen Muskelrhombus haben auf den Querschnitten die Gestalt von Ellipsen, deren einer Pol in der Nähe der spitzen Ecke liegt. Am Längsschnitt sind es gewundene Linien, welche schräg um den Cylindermantel herumlaufen. Der elektromotorische Aequator, welcher die Punkte grösster positiver Spannung verbindet, stellt eine gewundene Linie vor, welche die Form einer schräg liegenden 8 hat. Sie teilt den Rhombus in zwei gleichgrosse Hälften, welche in einer windschiefen Fläche zusammenstossen. Die Form dieser Fläche lässt sich am besten mit der einer Schiffsschraube vergleichen.

Denken wir uns durch einen solchen regelmässigen Muskelrhombus eine Ebene durch die kleinen Achsen der elliptischen Querschnitte gelegt, so erhalten wir die Figur eines Rechtecks. Die in einem solchen Schnitt liegenden Muskelfasern sind alle in gleicher Weise abgeschnitten und verhalten sich alle gleichartig. Deshalb liegt auch auf einem solchen Schnitt die grösste Spannung am Längsschnitt sowol wie am Querschnitt in der Mitte und wir finden hier genau dieselben Anordnungen der Spannungen wie beim Muskelprisma.

Nach dem Gesagten wird es leicht sein, die Richtung und Stärke der Ströme, welche bei Verbindung irgendwelcher Punkte eines Muskelrhombus durch einen angelegten Bogen entstehen, abzuleiten. Fig. 60 gibt eine Darstellung derselben. Die Richtung der Ströme in dem angelegten Bogen ist überall durch die Pfeile angedeutet: wo kein Pfeil ist, da verbindet der Bogen zwei Punkte gleicher Spannung, da besteht also kein Strom (Bogen 4 und 9). Die Ströme gehen überall von der stumpfen nach der spitzen Ecke hin durch den angelegten Bogen, nur bei Bogen 5 und 10 ist die Richtung umgekehrt.

4. Die Erscheinungen an unregelmässigen Muskelrhomben unterscheiden sich nicht wesentlich von den eben geschilderten; nur dass bei ihnen die Symmetrie in der Anordnung der Spannungen fehlt. Dasselbe gilt

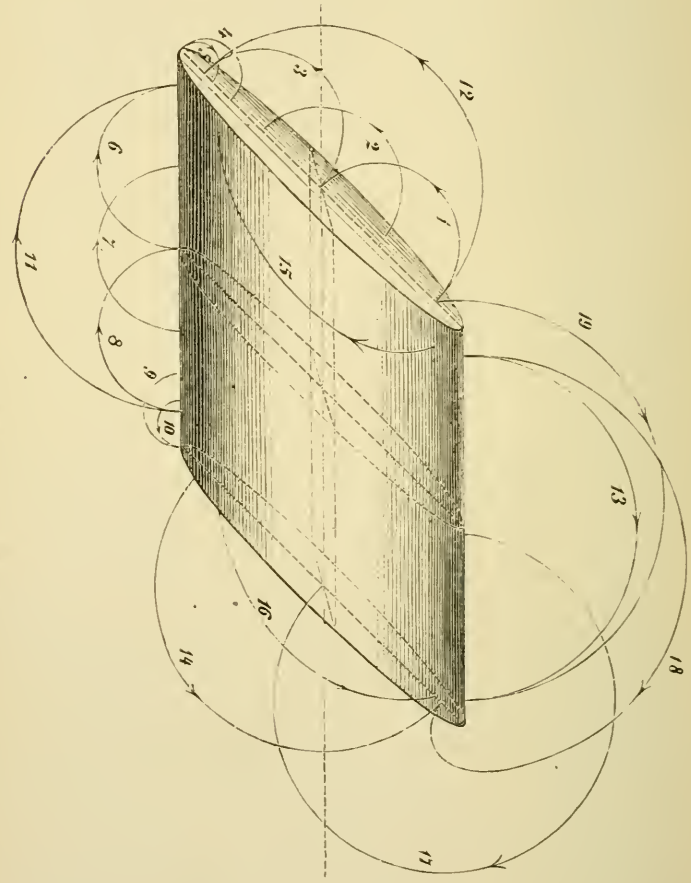


Fig. 69. Ströme am regelmässigen Muskelrhombus.

auch für unregelmässig gefaserte Muskeln, bei denen natürlich jeder Schnitt den grössten Theil der Fasern schräg treffen muss. Diese Verhältnisse muss man im Auge behalten, um die zuweilen sehr verwickelten Er-

scheinungen zu verstehen. Ohne uns zu sehr in Einzelheiten zu vertiefen, wollen wir nur feststellen, dass bei allen Muskeln derselbe Gegensatz zwischen Längs- und Querschnitt wiederkehrt. Ueberall ist der Längsschnitt positiv gegen den Querschnitt, und überall ist am Längsschnitt ein Punkt oder eine Linie am positivsten, am Querschnitt ein Punkt am negativsten, sodass also in den angelegten Bögen Ströme von Längsschnitt zu Querschnitt und schwächere Ströme zwischen Punkten des Längsschnitts unter sich und zwischen Punkten des Querschnitts unter sich entstehen. Die Lage dieser positivsten und negativsten Punkte richtet sich nach den Winkeln, welche die Fasern mit den Querschnitten machen, und kann nach den im vorigen Paragraphen gegebenen Regeln über den Einfluss des schrägen Querschnitts gefunden werden.

Unter den vielen Muskeln des Thierkörpers nimmt einer unsere besondere Aufmerksamkeit in Anspruch, weil er aus rein praktischen Gründen am häufigsten zu physiologischen Versuchen gebraucht wird, nämlich der Wadenmuskel (*Musculus gastrocnemius*). Er ist leicht ohne wesentliche Verletzung zu präpariren, auch im Zusammenhang mit seinem Nerven, was aus später zu erörternden Gründen wichtig ist. Er gibt, so präparirt, in der Regel einen kräftigen Strom, bleibt sehr lange wirkungsfähig, kurz er hat eine Reihe von Vorzügen, die uns schon beim Studium der Muskelthätigkeit wie bei dem über Nervenerregung veranlassten, ihn fast ausschliesslich zu benutzen. Da dieser Muskel einen sehr verwickelten Bau hat, ist seine elektrische Wirksamkeit nicht leicht zu verstehen. Wir müssen sie jedoch, wenigstens in ihren Grundzügen, erörtern, da wir den Muskel zu wichtigen Versuchen gebrauchen.

Dieser Erörterung müssen wir zunächst die Bemerkung vorausschicken, dass es nicht unbedingt nothwendig ist, aus einem Muskel Stücke herauszuschneiden, sondern dass auch ganze Muskeln Ströme liefern können. Die bisher besprochenen Muskelprismen und Muskelrhomben waren

aus einem parallelfaserigen Muskel herausgeschnitten. Diese Stücke waren an ihrem Längsschnitt noch von der Muskelscheide (*Perimysium*) bekleidet, der Längsschnitt entsprach der natürlichen Oberfläche des Muskels. Die Querschnitte aber waren in der Muskelsubstanz selbst angelegt, legten das Innere derselben bloss. Solche Querschnitte können wir also als künstliche bezeichnen, während die Längsschnitte jener Muskelprismen und Muskelrhomben natürliche waren. Wir können auch künstliche Längsschnitte darstellen, indem wir Muskeln in der Richtung ihrer Fasern spalten, und wir können von natürlichen Querschnitten sprechen, worunter wir die noch von der Sehnensubstanz bekleideten natürlichen Enden der Muskelfasern verstehen. Nun verhalten sich die künstlichen Längsschnitte ganz wie die natürlichen: die natürlichen Querschnitte aber sind meist schwächer negativ wie die künstlichen, ja zuweilen lässt sich gar keine Spannungsdifferenz zwischen ihnen und den Längsschnitten nachweisen.* Insbesondere der Gastroknemius aber lässt sich leicht so präpariren, dass er noch seine volle Leistungsfähigkeit bewahrt und dabei sehr stark elektrisch wirksam ist.

5. Diesem Umstande verdankt der Gastroknemius seine besondere Bedeutung. Wir können diesen Muskel im wesentlichen zu den gefiederten Muskeln rechnen; doch verhält er sich eigentlich nur gegen seine obere Sehne als solcher, gegen seine untere Sehne eher als ein halbgefiederter. Um seinen Bau zu verstehen, denke man sich zwei Sehnenblätter, ein oberes und ein unteres, durch schräg zwischen beiden ausgespannte Muskelfasern verbunden, sodass wir einen halbgefiederten Muskel hätten. Nun denke man sich das obere Sehnenblatt in der Mitte zusammengefaltet, wie man ein Blatt Papier faltet, und die beiden Blatthälften miteinander verklebt. Wir haben

---

* Ueber diesen Punkt wird später noch ausführlich gehandelt werden.

dann ein oberes, im Innern des Muskels gelegenes Sehnenblatt, von welchem nach beiden Seiten hin Muskelfasern schräg abgehen; die untere Sehne aber ist durch jenes Zusammenfalten der obern gekrümmt worden, sodass der ganze Muskel die Gestalt einer der Länge nach gespaltenen Rübe erhält. Seine flache (dem Unterschenkelknochen zugewandte) Seite wird ganz von Muskelfasern gebildet und zeigt nur einen zarten Längsstreif als Andeutung der im Innern verborgenen Sehne, während die gewölbte Rückseite in ihren untern zwei Drittheilen von Sehnensubstanz bedeckt ist, die sich nach unten in die sogenannte Achillessehne fortsetzt.

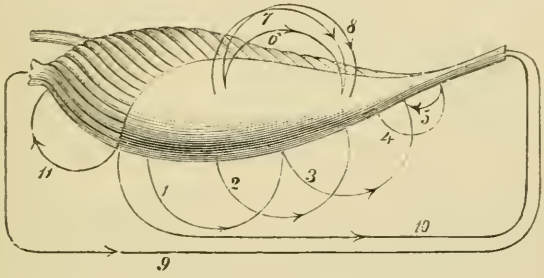


Fig. 61. Ströme des Gastroknemius.

Ein solcher Muskel hat, wie man sieht, von Natur einen schrägen Querschnitt, welcher eben durch jenen sehnigen Ueberzug dargestellt wird, und einen Längsschnitt, welcher die ganze flache und einen kleinen Theil der gewölbten Fläche einnimmt. Einen zweiten Querschnitt gibt es an diesem Muskel nicht, da die obere Sehne im Innern des Muskels verborgen ist. Ein solcher Muskel kann daher schon ohne alle Präparation Ströme geben, und das ist gerade der Grund, warum wir ihn für eine grosse Reihe von Versuchen mit grossem Vortheil benutzen können.

Die Ströme, welche ein Gastroknemius bei Verbindung verschiedener Punkte seiner Oberfläche durch einen angelegten Bogen sendet, sind in Fig. 61 dargestellt. Sie

werden nach dem über den Bau Gesagten leicht verständlich sein. Vor allen Dingen ist zu beachten, dass bei Verbindung des obern und untern Endes dieses Muskels ein starker Strom entstehen muss, welcher im Bogen von dem obern nach dem untern Ende gerichtet ist. Das obere Ende muss stark positiv sein, denn es stellt die Mitte des Längsschnitts dar: das untere Ende muss stark negativ sein, denn es ist die spitze Ecke eines schrägen Querschnitts. Untereinander gleichartige Punkte, deren Verbindung keinen Strom gibt, kommen nur wenige vor. Der Bogen 4 in unserer Figur zeigt einen solchen Fall. Ebenso selten sind Punkte, deren Verbindung einen (im Bogen) von unten nach oben gerichteten Strom gibt. Solche Fälle zeigen Bogen 5 und Bogen 11.

ZWÖLFTES KAPITEL.

1. Negative Schwankung des Muskelstromes; 2. Secundäre Zuckung und secundärer Tetanus; 3. Untersuchung der Schwankung bei Einzelzuckungen; 4. Das Rheotom; 5. Die Drüsen und ihre Ströme; 6. Bedeutung der elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln.

1. Der kräftige Strom, welchen ein unversehrter Gastroknemius liefert, setzt uns in den Stand, eine wichtige Frage zu stellen und zu beantworten: wie verhalten sich die elektrischen Erscheinungen der Muskeln während der Zusammenziehung? Wir haben nur nöthig, den Wadenmuskel mit seinem Nerven zu präpariren, den Muskel zwischen die Bäusche der uns bekannten Ableitungsgefässe einzuschalten, den Nerven auf zwei Drähte zu legen, damit er durch Inductionsströme gereizt werden kann — dann muss es sich zei-

gen, ob die Thätigkeit des Muskels auf seine elektrische Wirksamkeit einen Einfluss hat oder nicht.

Ist der Wadenmuskel, wie Fig. 62 zeigt, zwischen die Bäusche der Ableitungsgefässe gebracht, so werden die Bäusche etwas genähert, sodass die Anlagerungsstellen des Muskels, wenn sich dieser verkürzt, keine Verschiebung erleiden. Der mit dem Muskel herauspräparirte Nerv wird über zwei Drähte gelegt, die mit der secundären Spirale des Inductoriums verbunden sind. Ein zwischen der Spirale und dem Nerven eingeschalteter Schlüssel blendet die Inductionsströme ab, sodass der

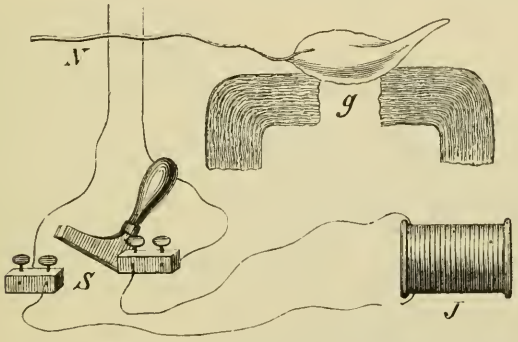


Fig. 62. Muskelstrom bei der Zusammenziehung.

Nerv nicht erregt wird. Nachdem alles geordnet, und der Multiplicator eine feste Ablenkung angenommen hat, welche je nach der Stärke des Muskelstromes grösser oder geringer ausfällt, wird der Schlüssel *S* geöffnet. Die Inductionsströme gehen durch den Nerven, der Muskel verkürzt sich. Unmittelbar darauf sehen wir die Ablenkung des Multiplicators kleiner werden. Hören wir auf, den Nerven zu reizen, so wird die Multiplicatorablenkung wieder grösser, reizen wir von neuem, so wird sie wieder kleiner, und so fort, solange der Muskel noch kräftige Zusammenziehungen zeigt.

Aus diesem Versuch geht hervor, dass der Strom des Wadenmuskels während der Zusammenziehung

schwächer wird. Durch eine Abänderung des Versuchs können wir zeigen, dass dies nicht etwa durch eine Veränderung des Widerstandes oder einen sonstigen mit der Thätigkeit verbundenen Nebenumstand veranlasst wird, sondern dass wirklich die zwischen den auf den Bäuschen aufliegenden, also mit dem Multiplicator verbundenen Punkten bestehende Spannungsdifferenz kleiner wird. Nachdem der Muskel aufgelegt und eine Ablenkung des Multiplicators erfolgt ist, compensiren wir den Muskelstrom in der oben Kap. X, §. 7 angegebenen Weise. Durch den Multiplicator gehen also jetzt zwei gleiche, aber entgegengesetzt gerichtete Ströme, die einander aufheben, der Strom des Muskels und der Strom vom Compensator. Solange diese beiden Ströme gleich bleiben, kann keine Ablenkung des Multiplicators erfolgen. Wenn wir jetzt den Nerven reizen und der Muskel sich zusammenzieht, wird sein Strom schwächer: der vom Compensator gelieferte Strom erlangt dadurch das Uebergewicht und bewirkt eine Ablenkung, welche natürlich gerade die entgegengesetzte Richtung hat, wie die ursprünglich vom Muskel bewirkte.

Es lässt sich ferner beweisen, dass diese Aenderung in der Stärke des Muskelstromes untrennbar mit dem Act der Thätigkeit des Muskels zusammenhängt. Es ist gleichgültig, durch welche Art von Reizung die Thätigkeit herbeigeführt wird. Statt der elektrischen Reizung können wir chemische, thermische oder sonstige Reize auf den Nerven wirken lassen, wir können den Muskel noch im Zusammenhang mit dem ganzen Nervensystem untersuchen und die Zusammenziehung durch Einwirkungen, welche vom Rückenmark und Gehirn ausgehen, bewirken, stets ist der Erfolg derselbe. Aber auch wenn die Verkürzung des Muskels durch äussere Hindernisse ganz unmöglich gemacht wird, zeigt der gereizte Muskel ohne alle Gestaltveränderung doch diese Abnahme seiner elektrischen Wirksamkeit, sobald in ihm durch die Reizung der Zustand der Thätigkeit entsteht. Wenn wir z. B.

durch Einspannen des Muskels in eine passende Klemme dafür Sorge tragen, dass die Form des Muskels unverändert bleiben muss, und den eingespannten Muskel zur Thätigkeit reizen, tritt jene Stromabnahme ebenso ein wie bei der erst beschriebenen Anordnung des Versuchs.

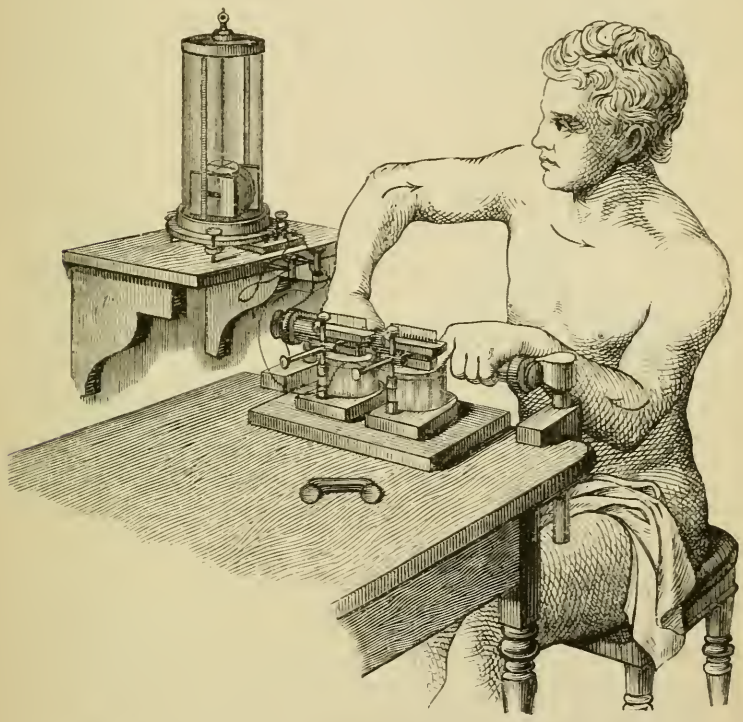


Fig. 63. Ablenkung der Magnetnadel durch den Willen.

Wir nennen diese Erscheinung, weil dabei der Muskelstrom schwächer wird, die negative Schwankung.

E. Du Bois-Reymond hat zuerst versucht, dieselbe bei der Thätigkeit auch an den Muskeln des lebenden unversehrten Menschen nachzuweisen.* Er verband die

* Ob sich an unversehrten, in ihrer natürlichen Lage belassenen Muskeln lebender Thiere im Ruhezustande überhaupt Ströme nachweisen lassen, wird später erörtert werden.

Enden des Multiplicatordrahts mit zwei mit Flüssigkeit gefüllten Gefässen und tauchte die Zeigefinger der beiden Hände in diese Gefässe, wie Fig. 63 zeigt. Ein vor den Gefässen aufgestellter Stab diente zur sichern und ruhigen Haltung der Hände. Man erhält in diesem Falle in der Regel schwache und unregelmässige Ablenkungen der Magnetnadel, sei es, dass die von den Muskeln erzeugten Ströme trotz ihrer symmetrischen Anordnung in den Armen und der Brust sich gegenseitig nicht vollkommen aufheben, sei es aus andern Ursachen, z. B. Ungleichheiten der eingetauchten Hautstellen u. dgl. Die vorhandenen schwachen Ströme kann man compensiren, sodass die Magnetnadel in ihrer Ruhestellung verharrt. Als er dann die Muskeln des einen Arms kräftig zusammenzog, erfolgte eine Ablenkung des Multiplicators, welche einen in dem zusammengezogenen Arm von der Hand zur Schulter aufsteigenden Strom anzeigte. Wurden die Muskeln des andern Arms zusammengezogen, so erfolgte die Ablenkung nach der entgegengesetzten Richtung. Wir sehen also, dass wir durch unsern Willen einen elektrischen Strom erzeugen und die Magnetnadel in Bewegung zu setzen im Stande sind. Gegen Du Bois-Reymond's Deutung dieses Versuchs als Beweis für die Abnahme der natürlichen Muskelströme bei der Thätigkeit sind aber Bedenken erhoben worden, auf welche wir an einer spätern Stelle zurückkommen werden. Durch künstliche Reizung der Armmuskeln vom Nerven aus hat Hermann die Stromschwankung am lebenden Menschen erzeugt.

2. Es ist nicht nöthig, den Muskel zu tetanisiren, um die Veränderung seiner elektrischen Wirksamkeit bei der Thätigkeit nachzuweisen. Bei hinlänglich empfindlichen Multiplicatoren genügt dazu eine einzelne Zuckung. Leichter aber lässt sich diese Veränderung mit Hülfe des stromprüfenden Schenkels oder des Capillarelektrometers untersuchen.

Auf einen, mit seinem Nerven präparirten Gastroknemius (Fig. 64), oder auch auf einen ganzen Schenkel *B* (Fig. 65), legt man den Nerven eines zweiten Gastroknemius oder Schenkels *A* so, dass ein Theil des Nerven die Sehne und ein anderer Theil die Muskelfaserfläche berührt. Der Nerv stellt dann einen Bogen dar, welcher Stellen von verschiedenem Spannungswerth verbindet: ein Strom, welcher dem Spannungsunterschied der berührten Stellen entspricht, geht deshalb durch den Nerven.* Wenn

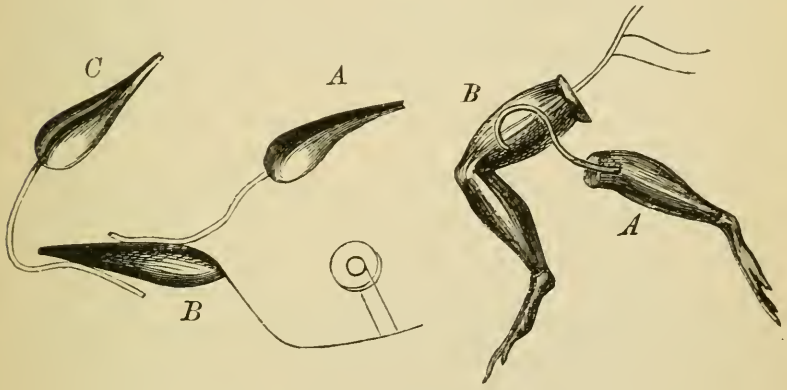


Fig. 64 und *65.* Secundäre Zuckung.

man dann den Nerven des Muskels *B* reizt, sei es durch Schliessung oder Oeffnung eines Stromes, durch einen Inductionsschlag, durch Schnitt, Quetschung oder sonst-

* Dieser Strom kann bei seinem Entstehen, das heisst beim plötzlichen Anlegen des Nerven, reizend auf den Nerven wirken und eine Zuckung des Muskels hervorrufen. Nerv und Muskel können auch demselben Präparat angehören. Biegt man den Nerven eines Gastroknemius um und lässt ihn auf die Gegend der Achillessehne fallen, so geht ein Theil des Muskelstroms durch den Nerven und dieser kann den Nerven erregen. Der Muskel wird also durch seinen eigenen Strom erregt. Es ist dies die durch Volta, Humboldt u. A. berühmt gewordene „Zuckung ohne Metalle", aus welcher zuerst geschlossen wurde, dass selbständige elektrische Wirkungen von thierischen Geweben ausgeübt werden können.

wie, so sieht man den Muskel *A* auch zucken. Man nennt dies die „secundäre Zuckung". Ihre Erklärung ergibt sich aus dem, was wir am Multiplicator gesehen haben. Der Muskelstrom von *B* hat während seiner Zuckung eine Veränderung oder Schwankung erlitten. Diese Schwankung erfolgte auch in dem Stromantheil, welcher durch den angelegten Nerven ging, und da jeder Nerv durch plötzliche Veränderungen in der Stromstärke gereizt wird, so erfolgte die secundäre Zuckung.

Legt man auf einen Muskel den Nerven eines andern so, dass kein merklicher Stromantheil durch ihn gehen kann (wie der Nerv des Muskels *C* in Fig. 58 zeigt), dann erfolgt in diesem Muskel auch keine secundäre Zuckung.

Reizt man den Nerven des ersten Muskels nicht blos einmal, sondern so, dass der Muskel *B* in Tetanus verfällt, so geräth der Muskel *A* in secundären Tetanus. Dieser wichtige Versuch lehrt, dass in dem tetanisirten Muskel schnell aufeinanderfolgende Schwankungen der elektrischen Wirksamkeit stattfinden. Denn nur durch solche, nicht aber durch eine einfache Abnahme der Stromstärke kann im zweiten Nerven eine anhaltende, tetanisirende Reizung zu Stande kommen. Aus dem Muskelgeräusch haben wir früher die Folgerung gezogen, dass der Tetanus des Muskels trotz der vollkommenen Gleichmässigkeit in der äussern Form kein Zustand der Ruhe sei, sondern dass innerhalb des Muskels während des Tetanus fortwährend Bewegungen stattfinden müssen. In gleicher Weise können wir aus der Erscheinung des secundären Tetanus schliessen, dass dabei fortwährende Schwankungen in dem elektrischen Verhalten stattfinden. Daraus würde dann folgen, dass zwischen den elektrischen Schwankungen und den innern Bewegungen, welche die Zusammenziehung bedingen, ein Zusammenhang bestehen muss.

Das Auftreten der secundären Zuckung lehrt, dass

schon bei einer einzelnen Zuckung eine plötzliche und vorübergehende Veränderung in dem elektrischen Verhalten des Muskels eintritt, und das Auftreten des secundären Tetanus beweist, dass den einzelnen schwingungsartigen Bewegungen, welche während des Tetanus im Innern des Muskels vor sich gehen, ebensolche schnell wechselnde elektrische Veränderungen entsprechen. Dagegen können wir aus diesen Erscheinungen nichts über den Sinn der Veränderungen erfahren, da der Nerv ebenso gut durch Zunahme wie durch Abnahme des ursprünglichen Muskelstroms erregt werden könnte. Halten wir aber das, was wir aus der Erscheinung des secun-

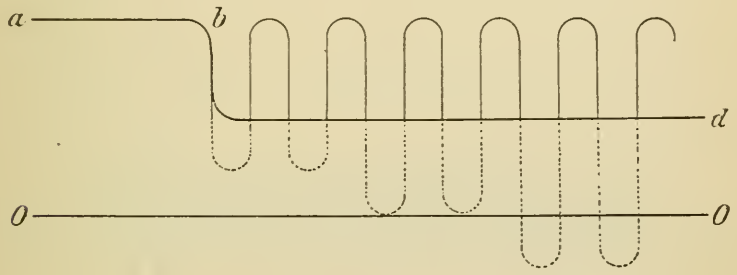


Fig. 66. Stromabnahme beim Tetanus.

dären Tetanus erfahren haben, mit der Erscheinung der negativen Schwankung am Multiplicator zusammen, so werden wir nicht zweifeln können, dass jeder Zuckung sowol als auch jeder der vielen Einzelzuckungen, aus deren Verschmelzung der sogenannte Tetanus zu Stande kommt, eine Abnahme oder negative Schwankung des Muskelstroms entspricht. Solche schnelle Schwankungen kann die Magnetnadel wegen ihrer Trägheit nicht anzeigen. Sie wird sich, wenn die Ströme schnell in ihrer Stärke wechseln, in einer Mittelstellung halten, welche dem Durchschnittswerth der Stromstärke entspricht. Wenn also, wie in Fig. 66, die scheinbare Abnahme des Muskelstroms beim Tetanus durch die ausgezogene Curve *abd* dargestellt ist, so wird das wirkliche Verhalten der

kammförmig gezackten punktirten Curve entsprechen. Nur wissen wir nicht, ob die untern Spitzen dieser gezackten Curve so, wie es im Anfangstheil gezeichnet ist, liegen, oder ob sie bis an die Nulllinie heranreichen, oder noch unter dieselbe hinuntergehen, wie es die folgenden Abschnitte der Zeichnung darstellen. Die erste Annahme würde besagen, dass der Strom schwächer wird, aber noch seine ursprüngliche Richtung behält: die zweite, dass er gerade Null wird: die dritte endlich, dass er seine Richtung umkehrt. Alle diese drei Möglichkeiten sind nur dem Grade nach, nicht principiell verschieden. Denn alle besagen nur, dass während der Zuckung eine

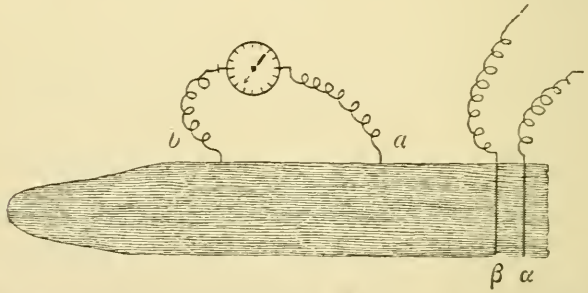


Fig. 67. Reizung eines langfaserigen Muskels an seinem einen Ende bei Ableitung zweier symmetrischer Punkte des Längsschnitts.

elektrische Wirkung auftritt von entgegengesetzter Richtung wie diejenige, welche beim ruhenden Muskelstrom zwischen Längsschnitt und Querschnitt besteht, und dass diese Wirkung, je nach ihrer Stärke und der Stärke des bestehenden Muskelstroms, den letztern schwächt, aufhebt oder umgekehrt.

3. Genauern Einblick in diese Vorgänge erhalten wir durch Untersuchung der elektrischen Vorgänge bei einer einzelnen Zuckung. Zu diesem Versuch wollen wir statt des Gastroknemius einen der langen parallelfaserigen Muskeln des Oberschenkels benutzen und die Verbindung mit dem Multiplicator in der Weise herstellen, dass gar kein

Muskelstrom zur Erscheinung kommt. Das gelingt leicht, wenn wir den Muskel unverletzt, also mit natürlichen Querschnitten präpariren und etwa so, wie es Fig. 67 zeigt, von zwei Punkten des Längsschnitts, a und b, ableiten. Sollte doch ein schwacher Strom vorhanden sein, so können wir ihn compensiren. Reizen wir einen solchen Muskel nicht von seinem Nerven aus, sondern indem wir einen Inductionsstrom durch zwei an seinem einen Ende angelegte Drähte α und β schicken, so entsteht, wie wir in Kapitel 6, §. 5 gesehen haben, an dieser Stelle eine Contraction, welche sich in den Muskelfasern mit einer Geschwindigkeit von etwa 3—4 m in der Secunde fortpflanzt. Nach einer kurzen Zeit wird diese Welle in a angelangt sein, wird dann über a weg-

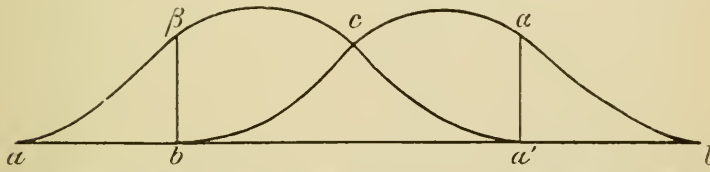


Fig. 68. Stromschwankungen an zwei Punkten eines langfaserigen Muskels

schreiten und etwas später in b anlangen. Die Zeit, welche zu diesem Fortschreiten von a bis b erforderlich ist, hängt von der Länge der Strecke ab ab. Da der Contractionszustand eine gewisse Zeit andauert, so kann er natürlich in b schon beginnen, ehe er in a beendigt ist. Jedenfalls aber wird a sich schon im Contractionszustand befinden zu einer Zeit, wo b noch in Ruhe ist, und andererseits wird b noch im Contractionszustand sein zu einer Zeit, wo a schon wieder in Ruhe ist.

Wir wollen annehmen, mit dem Contractionszustand sei eine elektrische Veränderung verbunden (welcher Art, lassen wir vorläufig noch dahingestellt), welche allmählich beginnt, einen Höhepunkt erreicht und dann langsam wieder verschwindet, etwa so wie es die Curven $a\beta ca'$ und $bc\alpha b'$ der Fig. 68 darstellen. Für den Punkt b

beginnt und verläuft dieser Vorgang um einen geringen Bruchtheil einer Secunde später als für den Punkt a. Dies ist in Fig. 68 dadurch angedeutet, dass die Curve $bc\alpha b'$ gegen die andere Curve nach rechts hin verschoben ist. Wenn a und b ursprünglich gleiche Spannung hatten, so wird eine Ungleichheit der Spannung auftreten, sobald der Contractionszustand in a beginnt. Diese wird zunehmen bis zur Grösse $b\beta$, wird bei dem Punkte c gleich Null sein, bei $\alpha a'$ ein Maximum im entgegengesetzten Sinne zeigen und endlich bei b', wenn die Contractionen an beiden Punkten vollkommen aufgehört haben, ihr Ende erreichen.

4. Ist in den ableitenden Bogen der Fig. 67 ein Galvanometer eingeschaltet, so sieht man zuerst einen kurzen Ausschlag in der einen und dann in der entgegengesetzten Richtung, welche anzeigen, dass zuerst vorübergehend der Punkt a negativ gegen b geworden ist, dann aber b negativ gegen a. Bessern Aufschluss aber noch gewährt die Untersuchung mit dem von J. Bernstein zu diesem Zwecke benutzten Rheotom, welches Fig. 69 in schematischer Zeichnung darstellt. An zwei diametral einander gegenüberstehenden Stellen eines schweren, um eine verticale Achse drehbaren Rades sind schräg nach unten gerichtete Metallspitzen angebracht, an der einen Seite zwei, p_1 und p_2, an der andern Seite eine, p. Unterhalb des Rades sind an einer Stelle zwei mit Quecksilber gefüllte kleine Tröge q_1 und q_2 so angebracht, dass die Spitzen p_1 und p_2 bei jeder Umdrehung für kurze Zeit in das Quecksilber eintauchen. Ausserdem ist ein horizontaler Platindraht d so ausgespannt, dass die Spitze p denselben bei jeder Umdrehung einmal berührt. Die Stellung dieses Drahtes kann verändert werden. Das Rad wird durch einen geeigneten Motor in gleichförmige Drehung mit einer Geschwindigkeit von etwa 5 Umdrehungen in der Secunde versetzt.

Die Spitze p und der Draht d werden so mit einer Kette K und der primären Rolle eines Inductoriums J_1

verbunden, dass der elektrische Strom bei jeder Umdrehung einmal durch die Rolle fliesst. Dadurch entsteht in der secundären Rolle J_2 ein Inductionsstrom, durch welchen der Muskel M gereizt werden kann. Die beiden Quecksilbertröge sind mit den Ableitungsröhren r_1 und r_2 unter Einschaltung eines Galvanometers g verbunden.

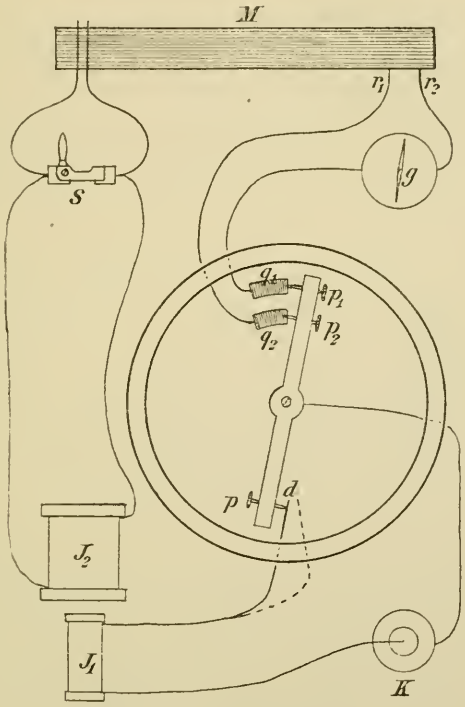


Fig. 69. Differentialrheotom.

Stellen wir uns zunächst vor, der bei S angedeutete Schlüssel sei geschlossen, so können die Inductionsströme nicht auf den Muskel wirken; derselbe bleibt in Ruhe. Der Multiplicatorkreis wird bei jeder Umdrehung des Rades auf kurze Zeit geschlossen, weil die beiden Spitzen p_1 und p_2, solange sie in das Quecksilber tauchen, eine leitende Verbindung zwischen r_1 und r_2 herstellen und so den ableitenden Bogen vervollständigen. Die an den

Punkten a und b bestehende Spannungsdifferenz macht, dass die Galvanometernadel durch die kurzdauernden aber sich regelmässig wiederholenden Stromschliessungen eine Ablenkung erfährt. Bei der gewählten Anordnung wird diese nur sehr klein sein und kann leicht durch passende Einschaltung eines Compensationsstroms aufgehoben werden.

Oeffnet man jetzt den Schlüssel S, so wird der Muskel 5 mal in der Secunde gereizt. Jede Reizung erzeugt eine örtliche Contraction, welche sich in den Muskelfasern fortpflanzt, nach Verlauf einer kleinen Zeit in a und etwas später in b anlangt. In dem Augenblick, wo dieser Reiz erfolgt (wenn die Spitze p den Draht d be-

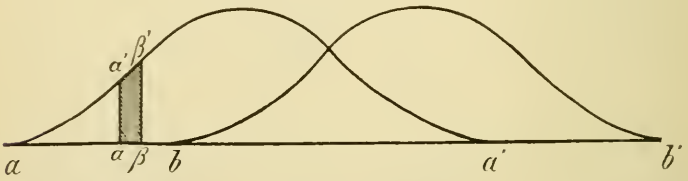


Fig. 70. Beobachtung der Stromschwankungen eines langfaserigen Muskels mittels des Rheotoms.

rührt), ist der Galvanometerkreis nicht geschlossen, da die Spitzen p_1 und p_2 die Quecksilbertröge eben verlassen haben. Ehe die Schliessung wieder eintritt, was etwas vor dem Ablauf einer Radumdrehung erfolgt in dem Augenblick, in welchem die Spitzen die Anfänge der länglichen Quecksilberkuppen eben berühren (also nach etwas weniger als $^1/_5$ Secunde), ist die Contractionswelle schon längst abgelaufen. Schiebt man aber den Draht d in die durch Punktirung angedeutete Stellung, so wird der Galvanometerkreis noch geschlossen sein, wenn die Reizung erfolgt. Schiebt man d noch weiter hinaus, so wird die Schliessung des Galvanometerkreises erst einige Zeit nach der Reizung beginnen. Diese Zeit kann aus dem Winkel, um welchen d verschoben worden ist, berechnet werden.

Wir wollen nun wieder (Fig. 70) die elektrischen Veränderungen, welche in den Punkten a und b (Fig. 67) ablaufen, durch die Curven aa' und bb' darstellen. Der Draht d des Rheotoms sei so weit nach rechts verschoben worden, dass die Schliessung des Galvanometerkreises bei α beginnt und bei β aufhört.* Aus der durch die Curve aa' dargestellten elektrischen Wirkung der Stelle a wird also sozusagen das schraffirte Stück $\alpha\alpha'\beta\beta'$ herausgeschnitten, welches auf die Multiplicatornadel wirken kann. Diese Wirkung wird nur schwach sein; da sie sich aber fünfmal in der Secunde immer in gleicher Weise wiederholt, kann sie doch eine merkliche Ablenkung der Nadel bewirken.

Je weniger der Draht d nach rechts verschoben worden war, desto näher liegt das aus der Curve aa' herausgeschnittene Stück dem Anfang der Curve und schneidet bei geringer Verschiebung die Curve nur eben an, sodass die Wirkung auf die Magnetnadel ganz schwach ist. Indem man die hierzu erforderliche Stellung aufsucht, findet man also die Zeit, die nothwendig ist, damit die Contractionswelle und die mit der Contraction verbundene elektrische Veränderung in a anlangt. Schiebt man dagegen den Draht d weiter nach rechts, so wird die Wirkung auf die Magnetnadel stärker, da das ausgeschnittene Stück $\alpha\alpha'\beta\beta'$ dann in eine Zeit fällt, in welcher die elektrische Veränderung an der Stelle a schon stärker entwickelt ist. Bei weiterer Verschiebung wird sie wieder schwächer, da sich auch die in entgegengesetzter Richtung wirksame Veränderung der Stelle b geltend zu machen beginnt. Letztere wird bei weiterer Verschiebung von d immer stärker. Wenn das schraffirte Stück soweit verschoben ist, dass es auf die Stelle fällt, wo sich die Curven aa' und bb' schneiden, wird gar keine

---

* Die Zeit $\alpha\beta$ hängt von der Länge der Quecksilberkuppen ab, bleibt also bei allen Versuchen constant.

Wirkung am Multiplicator eintreten. Wird der Draht *d* noch weiter nach rechts verschoben, so wird sich nur die Veränderung der Stelle *b* bemerklich machen.

Der Veränderung von *a* entspricht ein Strom, welcher im Galvanometer von *b* nach *a* fliesst; der Veränderung von *b* ein Strom von entgegengesetzter Richtung. Die Versuche lehren also, dass jede Stelle der Muskelfaser während des Contractionszustandes *negative* Spannung im Vergleich zu ruhenden Theilen der Muskelfaser annimmt, dass diese Veränderung allmählich entsteht, ein Maximum erreicht und wieder abnimmt. Die Fortpflanzung dieser Veränderung von einer gereizten Stelle aus erfolgt mit derselben Geschwindigkeit wie die Contraction selbst (bei frischen Muskeln etwa 3—4 m in der Secunde).

Wenn man die Versuche so anstellt, dass die Stelle *b* am künstlichen Querschnitt anliegt, so besteht ein Ruhestrom, da der Querschnitt negativ ist. Sowie die Reizwelle an *a* anlangt, wobei *a* auch negativ wird, wird der Ruhestrom schwächer. Wir haben also das, was wir früher als negative Schwankung des Ruhestroms kennen gelernt haben. Der Grad der Abschwächung hängt von der Stärke des Reizes ab; der Strom kann gleich Null werden, kehrt aber niemals seine Richtung um, was, wie wir gesehen haben, bei der Beobachtung ohne Rheotom nicht entschieden werden konnte.

Statt des Galvanometers kann man zu diesen Versuchen auch das Capillarelektrometer anwenden. Da die Ausschläge desselben nicht wie die einer Multiplicatornadel durch die Trägheit beeinflusst werden, kann man dabei das Rheotom entbehren.

5. Den Muskeln stehen in physiologischer Hinsicht die Drüsen sehr nahe. Wie beim Muskel, kennen wir auch bei der Drüse zwei Zustände, den der Ruhe und den der Thätigkeit, und wie bei den Muskeln wird auch bei den Drüsen der Uebergang von dem Zustand der Ruhe in

den der Thätigkeit durch Einwirkung der Nerven herbeigeführt.

Die wirksamen Elemente der Drüsen sind Zellen, denen die Fähigkeit zukommt, aus der Umgebung Stoffe aufzunehmen und dieselben chemisch zu verändern. Die veränderten Stoffe (Secrete) werden aus den Zellen nach aussen entleert. Drüsenzellen kommen zuweilen einzeln vor und liegen dann an der Oberfläche von Häuten, welche Hohlräume auskleiden, oder bei manchen Thieren auch in der Haut der Körperoberfläche. Oder sie sind zu mehrern zu einem Organ vereinigt; dann liegen sie im Innern eines von einer eigenen Membran gebildeten Hohlraumes, welcher durch einen längern oder kürzern Ausführungsgang an der Oberfläche der Schleimhaut oder Oberhaut, unter welcher die Drüse liegt, mündet. Der Hohlraum kann halbkugelig, flaschenförmig oder röhrenartig sein: im letztern Fall ist die Röhre zuweilen sehr lang und entweder knäuelartig aufgewickelt oder gewunden und am geschlossenen Ende zuweilen kolbig aufgetrieben. Alle diese Drüsen sind einfache. Zusammengesetzte Drüsen entstehen, wenn mehrere röhren- oder kolbenartige Drüsen in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang münden.

Bei der Aehnlichkeit, welche zwischen Drüsen und Muskeln in ihren Beziehungen zu den Nerven besteht, scheint es nicht ohne Bedeutung zu sein, dass auch die Drüsen in bestimmter Weise elektromotorisch wirksam sind. Freilich lässt sich das nicht bei allen Drüsen in gleicher Weise feststellen. Nur bei den einfachern Formen, den einzelligen Drüsen und den einfachen mehrzelligen, z. B. den sogenannten flaschenförmigen oder Balgdrüsen, sind die Drüsenelemente in grösserer Zahl nebeneinander so regelmässig angeordnet, dass alle in gleicher Richtung elektromotorisch wirken können. Bei diesen findet man, dass die dem Drüsengrunde entsprechende Fläche positiv, die dem Drüsenausführungsgange entsprechende Fläche negativ elektrisch ist. Am

leichtesten kann man das an der drüsenreichen Haut der nackten Amphibien sowie an der Schleimhaut des Mundes, Magens und Darmkanals verschiedener Thiere sehen. Hier stehen alle Drüsen in regelmässiger Anordnung nebeneinander und wirken deshalb in gleicher Richtung elektrisch. Bei den zusammengesetzten Drüsen dagegen stehen die einzelnen Drüsenelemente in allen möglichen Richtungen: ihre Wirkungen sind daher unregelmässig und unberechenbar.

An den Hautdrüsen des Frosches, wie an den Drüsen der Magen- und Darmschleimhaut lässt sich nachweisen, dass die elektrischen Kräfte wirklich in den Drüsen ihren Sitz haben. Zerstört man die Zellen der Drüsen durch concentrirte Salzlösungen oder schabt man die Drüsenschicht mit dem Messer ab, so hören die elektrischen Wirkungen auf. Gifte, welche die Drüsenthätigkeit schwächen, vermindern auch die elektrischen Wirkungen, während andere Gifte, welche die Thätigkeit der Drüsen anregen, ähnlich wirken wie Reizung.

Reizt man nämlich die Nerven der Drüsen oder diese selbst, sodass die Drüsen zur Thätigkeit angeregt werden, so nimmt der Drüsenstrom an Stärke ab, zeigt eine negative Schwankung, gerade wie der Muskelstrom abnimmt, wenn der Muskel zur Thätigkeit veranlasst wird. Dieser negativen Schwankung folgt häufig eine positive, d. h. der ursprüngliche Strom wird verstärkt. Vielleicht hat dies seinen Grund darin, dass die abgesonderten Secrete durch ihre Ansammlung an der Oberfläche der Häute und in den Ausführungsgängen zur Entwickelung von Strömen Anlass geben. Hierfür spricht, dass die Drüsenströme nach wiederholten Reizungen oft für längere Zeit verändert bleiben. Da auch die Schweissdrüsen des Menschen durch Nerveneinwirkung in Thätigkeit gerathen, was zur Entwicklung von Strömen in der Haut Anlass geben kann, so wird dadurch die Deutung des in §. 1 erwähnten Versuches am lebenden Menschen unsicher. Es ist möglich, aber nicht erwiesen, dass bei der will-

kürlichen Anstrengung der Armmuskeln gleichzeitig eine Innervation der Hautdrüsen eintritt und dass diese einen Strom in dem beobachteten Sinne veranlasst.

6. Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Muskeln zurück. Wir haben unsere Beobachtungen vorzugsweise an ausgeschnittenen Muskeln gemacht. Nur nebenbei haben wir darauf hingewiesen, wie schwer es sei, zu entscheiden, ob auch die unversehrten Muskeln im lebenden Organismus in der gleichen Weise elektromotorisch wirksam sind. Dies ist natürlich wichtig für die physiologische Bedeutung, die wir den elektromotorischen Erscheinungen an Muskeln beimessen können. Ehe wir auf die Erörterung dieser Bedeutung eingehen, wollen wir jedoch das thatsächliche Material noch etwas ergänzen.

Zuvörderst ist zu bemerken, dass die elektrische Wirksamkeit der Muskeln an ihre physiologische Leistungsfähigkeit oder, wie wir auch sagen können, an ihren Lebenszustand gebunden ist. Wenn die Muskeln absterben, werden auch die elektrischen Erscheinungen schwächer und hören zuletzt, wenn die Todtenstarre eintritt, ganz auf. Muskeln, welche durch sehr starke Reize nicht mehr zu Zuckungen veranlasst werden, können wol noch Spuren elektrischer Wirkungen zeigen, aber diese verschwinden auch bald. Und die einmal verschwundene elektrische Wirksamkeit eines todtenstarr gewordenen Muskels kehrt unter keinen Umständen wieder.

Zweitens ist zu erwähnen, dass ausgeschnittene, aber unversehrte Muskeln häufig sehr schwach elektrisch wirken; ja zuweilen beobachtet man an ihnen einen Strom von umgekehrter Richtung, d. h. der natürliche Querschnitt ist, statt negativ, positiv gegen den Längsschnitt. Besonders häufig findet man dieses Verhalten bei Muskeln von Fröschen, welche während des Lebens in niedern Temperaturen längere Zeit aufbewahrt wurden. In den meisten dieser Fälle genügt es, den von der Sehne bekleideten natürlichen Querschnitt durch irgendein Mittel

zu entfernen, um sofort die gewöhnliche starke Wirkung hervorzurufen. Zuweilen ist es jedoch bei parallelfaserigen Muskeln nöthig, eine kurze Strecke von 1—2 mm Länge vom Ende der Muskelfasern abzutragen, ehe man auf einen künstlichen Querschnitt stösst, der in der gewöhnlichen Weise wirksam ist. Diese Erscheinung ist von E. Du Bois-Reymond als Parelektronomie bezeichnet worden, d. h. als eine von den gewöhnlichen elektrischen Wirkungen der Muskeln abweichende.

Viele Physiologen sind der Ansicht, dass dieser Zustand der eigentlich normale sei, dass der vollkommen unversehrte Muskel an allen Punkten seiner Oberfläche gleiche Spannung besitze und dass eine negative Spannung des Querschnitts stets als Beweis einer, wenn auch nicht sichtbaren chemischen Veränderung desselben anzusehen sei. Sehr oft tritt aber der Spannungsunterschied zwischen Längsschnitt und Querschnitt hervor an Muskeln, welche mit der grössten Vorsicht und Schonung präparirt wurden und an deren Querschnitt eine wirklich eingetretene Veränderung gar nicht nachgewiesen werden kann.

Wie dem auch sei, für die physiologische Auffassung der elektrischen Wirksamkeit der Muskeln und ihrer Beziehungen zu den übrigen Lebenseigenschaften ist die Frage ohne Bedeutung. Ob die einzelnen Theile der Oberfläche eines Muskels gleiche oder ungleiche Spannung haben, ist an sich unwesentlich. Wesentlich ist nur, ob wir Gründe haben anzunehmen, dass die elektromotorischen Kräfte, deren Wirkungen wir beobachtet haben, schon im unversehrten Muskel existiren und in welcher Beziehung sie zu den physiologischen Leistungen des Muskels stehen. Ehe wir jedoch zur Erörterung dieser Frage schreiten, wollen wir uns mit den elektrischen Erscheinungen an den Nerven bekannt machen.

DREIZEHNTES KAPITEL.

1. Der Nervenstrom; 2. Negative Schwankung des Nervenstromes; 3. Doppelsinnige Leitung im Nerven; 4. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung; 5. Elektrotonus; 6. Elektrisches Gewebe der Zitterfische.

1. Bei den vielen Aehnlichkeiten, welche Muskel und Nerv in ihrem Verhalten gegen Reize darbieten, kann es gewiss nicht auffallen, dass die Nerven auch hinsichtlich der elektrischen Erscheinungen sich dem Muskel ganz ähnlich verhalten. Bei der Zusammensetzung der Nerven aus einzelnen untereinander parallelen Fasern sind diese Erscheinungen denen am regelmässigen Muskelprisma analog. Nur kommen am Querschnitt des Nerven wegen seiner geringen Ausdehnung etwaige Spannungsunterschiede seiner einzelnen Punkte nicht in Betracht: der Querschnitt ist vielmehr als ein einziger Punkt anzusehen.

An einem ausgeschnittenen Nervenstück sind alle Punkte der Oberfläche oder des Längsschnittes positiv gegen die beiden Querschnitte und diese sind untereinander gleichartig. Am Längsschnitt ist stets die grösste positive Spannung in der Mitte und die Spannung fällt nach den Querschnitten hin, wie beim Muskelprisma, erst langsam, dann steiler ab, wie es Fig. 71 (S. 216) zeigt.

Unterschiede von geradem und schrägem Querschnitt kann es natürlich an den dünnen Nervenstämmen nicht geben; ebenso wenig Erscheinungen wie die am Längsschnitt der Muskeln durch schiefen Verlauf der Fasern hervorgerufenen. Wo grössere Massen von Nervensubstanz vorkommen, wie im Rückenmark und Gehirn, ist der Verlauf der Fasern ein so verwickelter, dass nichts weiter constatirt werden kann, als dass überall die Querschnitte negativ gegen die natürliche Oberfläche (Längsschnitt) sind.

2. Leitet man einen Nerven an zwei beliebigen Punkten seines Längsschnittes oder an einem Punkt des Längsschnittes und einem Querschnitt ab, und reizt dann den Nerven, so beobachtet man, dass der Nervenstrom schwächer wird. Es ist dabei gleichgültig, wodurch die Reizung des Nerven geschieht, wenn sie nur hinreichend stark ist, um eine kräftige Thätigkeit des Nerven zu veranlassen. Wir sehen also, dass im Nerven ebenso wie im Muskel mit der Thätigkeit eine Aenderung in seinem elektrischen Verhalten verbunden ist. Danach müssen wir jetzt auch die früher (Kap. VII, §. 2) gethane Aeusserung zurücknehmen, dass der thätige Zustand des Nerven sich durch gar keine Veränderung am Nerven

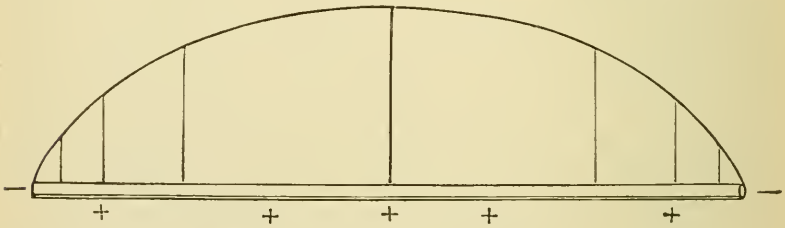


Fig. 71. Spannungen am Nerven.

selbst darthun lasse. Damals mussten wir, um die Thätigkeit des Nerven zu erkennen, denselben in Verbindung mit dem Muskel lassen. Wir benutzten den Muskel gleichsam als Reagens für den Nerven, da wir an diesem selbst weder optische, noch chemische, noch sonst irgendwie nachweisbare Veränderungen beobachten konnten. Jetzt haben wir in den elektrischen Eigenschaften ein Mittel gefunden, den Nerven selbst auf sein Verhalten zu prüfen. Dadurch erhalten wir Gelegenheit, die Thätigkeit des Nerven an ihm selbst, unabhängig vom Muskel, zu erforschen.

3. Eine wichtige Anwendung hiervon hat E. Du Bois-Reymond gemacht zur Entscheidung der Frage, ob die Erregung in der Nervenfaser nur nach einer oder nach

beiden Richtungen hin fortgepflanzt werde. Reizt man einen unverletzten Nervenstamm an irgendeiner Stelle seines Verlaufs, so beobachtet man in der Regel zweierlei Wirkungen: die Muskeln, welche mit dem Nerven zusammenhängen, zucken und zugleich entsteht Schmerz. Die Erregung ist also von der gereizten Stelle sowol nach der Peripherie als nach dem Centrum hin fortgeleitet worden und hat hier wie dort ihre Wirkung ausgeübt. Es lässt sich aber nachweisen, dass in diesen Fällen zweierlei Nerven nebeneinander im Nervenstamm vorhanden sind, motorische oder Bewegungsnerven, deren Reizung auf den Muskel wirkt, und sensible oder Empfindungsnerven, deren Reizung Schmerz verursacht. An manchen Stellen kommen diese beiden Fasergattungen getrennt vor und dann hat Reizung der einen nur Bewegungen, Reizung der andern nur Empfindungen zur Folge. Wenn wir nun einen Bewegungsnerven reizen, wird die Erregung nur nach der Peripherie hin oder auch nach dem Centrum fortgeleitet? Und wenn wir einen Empfindungsnerven reizen, wird die Erregung nur nach dem Centrum oder auch nach der Peripherie fortgeleitet? Offenbar sagen die eben erwähnten Versuche darüber nichts aus. Denn wenn die Erregung im Empfindungsnerven auch nach der Peripherie fortgeleitet wird, woran sollten wir das erkennen, da diese Nerven dort nicht in Muskeln oder andere Organe hineingehen, mittels deren sie ihre Wirkung sichtbar machen könnten? Die elektrischen Veränderungen bei der Thätigkeit bieten uns jetzt ein Mittel, die Frage zu entscheiden. Denn diese Veränderungen werden am Nerven selbst, unabhängig von Muskeln und andern Endapparaten beobachtet. Wenn wir einen rein motorischen Nerven reizen, während eine central von dem Reizorte gelegene Stelle des Nerven mit dem Multiplicator verbunden ist, sehen wir an dieser die für den thätigen Zustand charakteristische Veränderung eintreten. Und wenn wir einen rein sensiblen Nerven reizen, können wir ebenso an einer peripherisch

von der Reizstelle gelegenen Strecke dieselbe Veränderung nachweisen. Damit ist es erwiesen, dass die Erregung in einer jeden Nervenfaser nach beiden Richtungen hin sich fortzupflanzen vermag. Wenn in den oben erwähnten Reizversuchen nur an einem Ende eine Wirkung beobachtet wird, so liegt dies, wie wir schon vermuthet hatten, in der That daran, dass nur dort ein Endorgan vorhanden ist, welches die Wirkung kenntlich zu machen im Stande ist.*

4. Ist die elektrische Veränderung des Nervenstromes wirklich ein nothwendiges und stets vorhandenes Zeichen des veränderten Zustandes, welchen wir mit dem Namen „Thätigkeit des Nerven" bezeichnet haben, so muss sie ebenso wie die Erregung sich mit einer messbaren Geschwindigkeit im Nerven fortpflanzen. Bernstein ist es gelungen, dies in gleicher Weise wie am Muskel mit Hülfe des Rheotoms nachzuweisen. Die Versuche werden genau in der gleichen Weise angestellt, wie die analogen am Muskel (vgl. Kap. XII, §. 3 und 4 und die Fig. 68—70). An einen langen Nerven werden nahe dem einen Ende die Reizdrähte angelegt. Zwei Stellen des Nerven, von denen die eine der gereizten Stelle nahe, die andere möglichst weit entfernt ist, werden mit dem Galvanometer verbunden. Die erste Stelle wird durch das Rheotom in regelmässigen Zeitintervallen durch Inductionsströme gereizt, die Verbindung der beiden andern Stellen mit dem Galvanometer auf kurze Zeit hergestellt; das Zeitintervall zwischen Reizung und Verbindung mit dem Galvanometer kann verändert werden. Auf diese Weise findet man, dass erst die Stelle *a* und etwas später die Stelle *b* für kurze Zeit negativ wird. Man kann daraus berechnen, mit welcher Geschwindigkeit die Veränderung sich in der Nervenfaser fortpflanzt. Bernstein berechnet sie auf 28 m in der Secunde. Dieser Werth stimmt so genau mit dem für die Fortpflanzung der Erregung im Nerven gefundenen (24,8 m;

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 8.

vgl. Kap. VII, §. 3), als es bei derartigen Versuchen nur erwartet werden kann. Wir können aus dieser Uebereinstimmung schliessen, dass die elektrische Veränderung und die Erregung des Nerven zwei innig miteinander verbundene, stets zusammengehende Vorgänge oder vielmehr zwei durch verschiedene Mittel beobachtete Seiten desselben Vorgangs sind.*

Wenn man statt einzelner, in längern Intervallen aufeinander folgender Reize schneller aufeinander folgende anwendet, so bleiben die Veränderungen doch voneinander getrennt. Eine Verschmelzung kommt, wenn überhaupt, doch nur bei sehr hoher Reizfrequenz zu Stande. Beobachtet man die negative Schwankung ohne Rheotom bei dauernder Verbindung mit dem Multiplicator, so sieht man, ebenso wie am Muskel, eine Schwächung des Ruhestromes. Da die einzelnen Schwankungen wegen der Trägheit der Magnetnadel von dieser nicht angezeigt werden, stellt sich diese auf eine mittlere Stellung ein.

5. Wir haben schon früher (Kap. VIII, §. 1, S. 119fg.) unter dem Namen „Elektrotonus" Veränderungen der Erregbarkeit kennen gelernt, welche in der Nervenfaser auftreten, sobald man durch einen Theil derselben einen elektrischen Strom leitet. Diesen Erregbarkeitsveränderungen, entsprechen auch Veränderungen in dem elektrischen Verhalten des Nerven, welche wir gleichfalls als elektrotonische bezeichnen. Sei nn' (Fig. 72, S. 221) ein Nerv, a und k zwei an den Nerven angelegte Drähte, durch welche ein elektrischer Strom in der Richtung von a nach k geleitet wird; a ist also die Anode, k die Kathode des zur Erzeugung des Elektrotonus angewandten Stromes. Sobald dieser Strom geschlossen wird, werden alle Stellen des Nerven zur Seite der Anode (von n bis a) positiver, alle Stellen des Nerven zur Seite

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 9.

der Kathode (von k bis n') negativer, als sie vorher waren. Der Grad dieser Veränderungen ist nicht an allen Stellen gleich, sondern die Veränderung ist dicht an der Elektrode am grössten und nimmt mit der Entfernung von derselben ab. Stellen wir von a nach n hin den Grad des positiven Zuwachses durch Linien dar, deren Höhe den Zuwachs ausdrückt, und verbinden die Kuppen dieser Linien, so erhalten wir die Curve $n\,p$, deren Gestalt ein anschauliches Bild von der an jeder Stelle auftretenden Veränderung der Spannung gewährt. In gleicher Weise stellen wir die Veränderungen an der Kathodenseite dar, nur ziehen wir, um anzudeuten, dass hier die Spannungen negativer werden, die betreffenden Linien nach abwärts vom Nerven. Wir erhalten so das Curvenstück $q\,n'$. Die beiden Curvenstücke $n\,p$ und $q\,n'$ lehren uns das Verhalten der extrapolaren Nervenstrecken. In der That wissen wir nicht, wie sich der Nerv in der intrapolaren Strecke verhält, weil es aus äussern technischen Gründen unmöglich ist, diese Strecke zu untersuchen.* Es ist lediglich eine Vermuthung, wenn wir annehmen, dass die Spannungsveränderungen sich dort ähnlich gestalten, wie es das durch eine punktirte Linie dargestellte Curvenstück $p\,q$ darstellt.

Bei der Untersuchung der Spannungsänderungen, welche im Elektrotonus entstehen, muss man auf die schon vorher vorhandenen Spannungsdifferenzen der verschiedenen Punkte Rücksicht nehmen. Legt man den ableitenden Bogen an zwei symmetrische Punkte des Nerven an, so sind diese gleichartig. Bei anderweitiger Anlegung kann man die bestehenden Spannungsdifferenzen durch die oben (Kap. X, §. 7) beschriebene Compensationsmethode aufheben. In diesen Fällen sieht man die durch den Elektrotonus hervorgerufenen Spannungsdifferenzen rein auftreten. In allen andern Fällen äussern sie sich als eine Verstärkung oder Schwächung des durch die Art der Ab-

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 10.

leitung bedingten Nervenstromes, doch bleibt die Art der Spannungsveränderungen dadurch unberührt.

Vergleicht man die Curve Fig. 72 mit der bildlichen Darstellung der Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus, wie sie in Fig. 35, S. 122 gegeben wurde, so fällt die Analogie beider Erscheinungen in die Augen. Beide stellen, wie es scheint, zwei verschiedene Seiten desselben Vorgangs dar, der Veränderungen nämlich, welche im Nerven durch einen constanten elektrischen Strom hervorgerufen werden. Die Vergleichung beider Curven zeigt, dass da, wo die Spannung positiver wird,

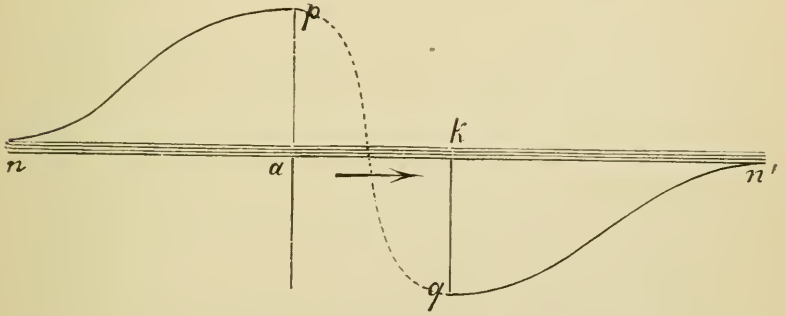


Fig. 72. Spannungsänderungen im Elektrotonus.

die Erregbarkeit verringert wird, und da, wo die Spannung negativer wird, die Erregbarkeit zunimmt. Dieses Zusammentreffen eigenartiger elektrischer Veränderungen mit den ebenso eigenartigen physiologischen, welche unter dem Einfluss des elektrischen Stromes im Nerven auftreten, legt den Schluss nahe, dass beide auf gemeinsame Ursachen zurückzuführen seien. Wir werden daher auch diese Erscheinungen berücksichtigen müssen, wenn wir uns über die Natur der elektromotorischen Wirkungen der Nerven und Muskeln eine Vorstellung zu machen versuchen. Dabei ist zu beachten, dass trotz aller sonstiger Analogien zwischen Muskeln und Nerven ein dem Elektrotonus analoger Zustand in Muskeln nicht sicher nachgewiesen werden kann.

6. Wie wir oben (Kap. IX, §. 3) gesehen haben, kann man das Gewebe der elektrischen Organe, in welchen bei den schon früher erwähnten elektrischen Fischen die so mächtigen elektrischen Wirkungen entstehen, als ein modificirtes Muskel- oder Drüsengewebe betrachten. Diese Organe setzen sich aus den elektrischen Platten zusammen, zarten häutigen Gebilden, welche in regelmässiger Anordnung vielfach neben- und übereinander geschaltet das ganze Organ darstellen. Zu jeder elektrischen Platte tritt eine Nervenfaser und unter dem Einfluss der Reizung, möge sie durch den Willen des Thieres oder durch künstliche Reizung des Nerven erfolgen, wird stets die eine Seite dieser Platte positiv, die andere Seite negativ. Da dies bei allen Platten in gleichem Sinne erfolgt, so summiren sich die elektrischen Spannungen wie in einer Volta'schen Säule, und daraus erklärt sich die ausserordentlich starke Gesammtwirkung eines solchen Organs im Vergleich zu den Wirkungen von Muskeln, Drüsen und Nerven. Aber die Grundthatsache ist doch die nämliche wie bei den Muskeln, Nerven und Drüsen. Unter dem Einfluss des physiologischen Vorgangs, welchen wir „Erregung" nennen, treten elektrische Wirkungen hervor, welche Spannungsdifferenzen erzeugen. Wo vorher solche schon bestanden haben, werden sie verändert. Wo keine vorhanden waren (und das ist bei den elektrischen Platten der Fall), erscheinen sie als ein die Erregung begleitender kurzdauernder elektrischer Strom.

Wir sind deshalb wol berechtigt anzunehmen, dass die elektrischen Wirkungen bei allen diesen Geweben auf gleiche Weise zu Stande kommen und dass die mächtigen Wirkungen der elektrischen Organe nur den Fall einer besondern Ausbildung einer gemeinsamen Eigenschaft darstellen. Was bei den drei andern Geweben, den Muskeln, Nerven und Drüsen eine Begleiterscheinung ist, das ist beim elektrischen Gewebe zur Hauptsache geworden.

VIERZEHNTES KAPITEL.

1. Zusammenfassung der Thatsachen; 2. Grundsätze für die Erklärung derselben; 3. Vergleich des Muskelprismas mit einem Magneten; 4. Erklärung der Spannungen am Muskelprisma und Muskelrhombus nach der Molekularhypothese; 5. Die Alterationshypothese; 6. Die Erscheinungen am Nerven; 7. Erklärung der negativen Schwankung und des Elektrotonus; 8. Anwendung auf die elektrischen Organe und Drüsen; 9. Schlussbetrachtung.

1. Fassen wir das Thatsächliche zusammen, welches in den vorhergehenden Kapiteln erörtert wurde, so können wir folgende Sätze aufstellen.

1) Frische, dem lebenden Thier entnommene Muskeln und Theile derselben sind im Ruhezustand am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ. Die positiven Spannungen nehmen an regelmässigen Muskelprismen von der Mitte des Längsschnitts nach den Enden hin in regelmässiger Weise ab, ebenso die negativen Spannungen am Querschnitt; an Muskelrhomben ist die grösste positive Spannung am Längsschnitt nach der stumpfen Ecke, die grösste negative Spannung am Querschnitt nach der spitzen Ecke hin verschoben.

2) Bei der Thätigkeit des Muskels nehmen die Spannungsdifferenzen zwischen Längs- und Querschnitt ab. Verläuft bei theilweiser Reizung eine Contractionswelle in einer Muskelfaser, so wird jede Stelle während der Zeit, in welcher sie sich im erregten Zustand befindet, negativ gegen alle nicht erregten Theile. Im äussersten Falle kann ihre Spannung der des Querschnitts gleich werden.

3) Frische, aus dem lebenden Körper ausgeschnittene Stücke von Nerven sind am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ; die grösste positive Spannung ist in der Mitte des Längsschnitts. — Bei der Thätigkeit nehmen die Spannungsdifferenzen ab. — Pflanzt sich eine Erregung innerhalb einer Nervenfaser fort, so ist dieselbe

von einer Abnahme der Spannung begleitet, sodass jede Stelle, solange sie sich im Erregungszustand befindet, negativ ist gegen alle ruhenden Stellen der Faser.

4) Die elektrische Platte der Zitterfische ist in der Ruhe elektrisch unwirksam: unter der Einwirkung der Nerven wird die eine Fläche positiv, die andere negativ elektrisch.

5) An den Drüsen ist der Grund positiv, die Mündung oder innere Fläche negativ; bei der Thätigkeit der Drüse werden die Spannungsdifferenzen geringer.

Diese Sätze stellen nur den thatsächlichen Ausdruck der hauptsächlichsten, durch Versuche nachgewiesenen Verhältnisse dar. Wir fanden an der Oberfläche der untersuchten Gewebe elektrische Spannungsdifferenzen. Jetzt haben wir zu untersuchen, wo die elektromotorischen Kräfte ihren Sitz haben, welche diesen Spannungsdifferenzen entsprechen. Aber diese Aufgabe ist nicht so leicht, als sie vielleicht auf den ersten Blick erscheint. So schwierig es sein mag, bei einem gegebenen Körper, wenn innerhalb desselben irgendwelche elektromotorische Kräfte ihren Sitz haben, zu berechnen, welche Spannungen an der Oberfläche desselben in jedem Punkte herrschen müssen, ein gewandter Rechner kann diese Schwierigkeiten überwinden. Anders aber, wenn das umgekehrte Problem gegeben ist, wenn die Vertheilung der Spannungen durch den Versuch gegeben und der Sitz der elektromotorischen Kraft gesucht werden soll. Die Schwierigkeit besteht darin, dass die Aufgabe eine unbestimmte ist, dass es viele sehr verschiedene Lösungen für dieselbe gibt. Die Aufgabe wird noch besonders erschwert, weil wir nicht wissen, ob nur eine oder ob viele, an verschiedenen Orten des Körpers gelegene elektromotorische Kräfte vorhanden sind.

2. Denken wir uns in dem Fig. 52, S. 175 dargestellten Körper die Vertheilung der Spannungen, welche als Folge der dort angenommenen elektromotorischen Kraft

an der Oberfläche herrschen, festgestellt. Denken wir uns jetzt die betreffende elektromotorische Kraft entfernt und an deren Stelle eine andere an irgendeinem andern Punkte des Körpers gesetzt. Infolge dieser wird der Körper von anders gestalteten Strömungscurven erfüllt sein, denen andere isoelektrische Curven entsprechen. Demgemäss ist auch die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche eine ganz andere. Einer dritten, anderswo gelegenen elektromotorischen Kraft würde wieder eine ganz andere Vertheilung der Spannungen entsprechen und so fort. Sind alle diese, d. h. beliebig viele elektromotorische Kräfte gleichzeitig in einem Körper vorhanden, dann ist, wie Helmholtz gezeigt hat, die Spannung, welche an jedem Punkte der Oberfläche wirklich herrscht, gleich der Summe aller der Spannungen, welche durch jede der elektromotorischen Kräfte für sich allein erzeugt worden wäre. Wenn daher durch den Versuch eine gewisse Vertheilung der Spannungen aufgefunden worden ist, so kann man sehr viele Combinationen elektromotorischer Kräfte ersinnen, welche eine solche Vertheilung der Spannungen, wie sie der Versuch ergeben hat, liefern könnten.

Welcher von diesen möglichen Vorstellungen sollen wir den Vorzug geben? Die Regeln der wissenschaftlichen Logik geben uns einen Anhalt für die Wahl. Die von uns bevorzugte Annahme muss erstens im Stande sein, nicht nur eine, sondern alle durch den Versuch bekannt gewordenen Umstände zu erklären. Werden durch neue Untersuchungen neue Thatsachen bekannt, so muss sie auch diese zu erklären im Stande sein, andernfalls muss sie verlassen und durch eine bessere Annahme ersetzt werden. Zweitens, wenn mehrere Annahmen scheinbar gleich gut den eben aufgestellten Forderungen genügen, so geben wir der einfachern vor der verwickeltern Annahme den Vorzug. Auf alle Fälle aber müssen wir uns immer vor Augen halten, dass es sich nur um Annahmen oder Hypothesen handelt, deren

Werth eben darin besteht, dass sie alle beobachteten Thatsachen unter einen gemeinschaftlichen Gesichtspunkt bringen, die aber nicht den Werth wissenschaftlich festgestellter Thatsachen beanspruchen. Wir bedürfen solcher Hypothesen, einerseits weil sie uns Fingerzeige für weitere Forschungen bieten und somit ein mächtiges Hülfsmittel für den Fortschritt der Wissenschaft bilden, andererseits weil der menschliche Geist an dem blossen Sammeln vereinzelter Thatsachen keine Befriedigung findet, sondern überall, wo er eine Anzahl zusammengehöriger Thatsachen kennen gelernt hat, dahin strebt, sie, wenn auch nur vorläufig, in einen geistigen Zusammenhang zu bringen, sie unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zusammenzufassen.

Gehen wir nach diesen Vorbemerkungen an unsere Aufgabe, und halten wir uns vorläufig nur an den Muskel. Das regelmässige Muskelprisma zeigt eine bestimmte Vertheilung der Spannungen. Aber jedes kleinere Prisma, das wir aus dem grössern herausschneiden, zeigt die gleiche Vertheilung. Wir kennen dafür keine Grenze, denn selbst das kleinste Stückchen einer einzelnen Muskelfaser, das man untersuchen kann, verhält sich in dieser Beziehung wie ein grosses Bündel langer Fasern. Um dies zu erklären, kann man annehmen, dass die elektrischen Spannungen erst durch die Herstellung des Muskelprismas entstehen: oder man nimmt an, dass auch im unversehrten Muskel elektromotorische Kräfte vorhanden seien von einer solchen Anordnung, dass sich daraus die beobachteten Spannungsdifferenzen ergeben. Die erstere Annahme haben schon Matteucci u. A. gemacht. Als aber Du Bois-Reymond die Erforschung dieses Gebietes unternahm und mit einer in der Geschichte der Wissenschaft einzig dastehenden Ausdauer und Beharrlichkeit eine grosse Reihe von Thatsachen feststellte, von welchen wir nur einen kleinen Theil in den vorhergehenden Kapiteln erwähnen konnten, glaubte er sich für die zweite entscheiden zu müssen. In neuerer Zeit hat dann wieder

die erstere Annahme zahlreiche Anhänger gefunden. Wir wollen zunächst beide Annahmen nacheinander darstellen und dann untersuchen, ob es Gründe gibt, sich endgültig für die eine oder die andere zu entscheiden.

3. Die Thatsache, dass nach Durchschneidung eines Muskelprismas in zwei Hälften jeder Theil eine ganz analoge Anordnung der elektrischen Spannungen zeigt, wie vorher das ganze Prisma, erinnert an eine entsprechende Erscheinung an Magnetstäben. Ein jeder Magnetstab hat bekanntlich zwei Pole, einen Nordpol und einen Südpol. Die magnetische Spannung ist an diesen beiden Polen am grössten und nimmt nach der Mitte hin ab; in der Mitte selbst ist sie gleich Null. Schneiden wir

Fig. 73. Theorie des Magnetismus.

den Magneten in der Mitte durch, so ist jede Hälfte wieder ein vollständiger Magnet mit einem Nord- und einem Südpol und einer regelmässigen Abnahme der magnetischen Spannungen von den Polen nach der Mitte hin. Wie wir auch den Magneten theilen, jedes kleine Bruchstück ist immer ein vollständiger Magnet mit zwei Polen und regelmässiger Abnahme der Spannungen. Um dies zu erklären, stellt man sich vor, der ganze Magnet bestehe aus lauter kleinen Theilchen (Molekeln), von denen jedes ein kleiner Magnet mit einem Nord- und einem Südpol sei. Da alle diese kleinen Molekularmagnete in gleicher Richtung angeordnet sind, etwa so wie es Fig. 73 anschaulich macht, wirken sie in dem ganzen Magneten gemeinschaftlich, jeder Bruchtheil aber muss wieder wie ein ganzer Magnet wirken.

Diese Art der Vorstellung hat Du Bois-Reymond auf den Muskel übertragen. Die Uebertragung wird durch den Bau der Muskelfaser nahe gelegt. Kein anderes Gewebe zeigt so regelmässige Anordnung untereinander gleichartiger Elemente. Eine quergestreifte Muskelfaser haben wir uns nach dem im Kap. II. §. 4 Gesagten als eine regelmässige Anordnung kleiner Theilchen zu denken, in denen einfachbrechende und doppeltbrechende Substanzen in stets gleicher Weise aneinander gereiht sind. Diese Theilchen, welche alle den Muskel zusammensetzenden Substanzen in der charakteristischen Anordnung enthalten, haben wir Myomeren genannt. Die Muskelfaser besteht demnach aus regelmässig angeordneten Myomeren, deren Aneinanderreihung der Länge nach die Fibrillen bilden, aus denen eine jede Muskelfaser besteht. Eine schematische Darstellung eines Stücks der Muskelfaser würde also ein Bild geben, wie es Fig. 74 zeigt, in welchem jedes der kleinen Rechtecke ein Myomer vorstellt. Ein solches Myomer müsste also schon alle wesentlichen Eigenschaften des Muskels haben, denn die Faser ist nur ein Bündel von Fibrillen und der ganze Muskel nichts als ein Bündel von Muskelfasern. In jedem Myomer gehen die Veränderungen vor sich, auf denen die Contraction beruht. Ihm können wir daher auch (das ist der Kern der Du Bois-Reymond'schen Hypothese) die elektrischen Eigenschaften zuschreiben, durch

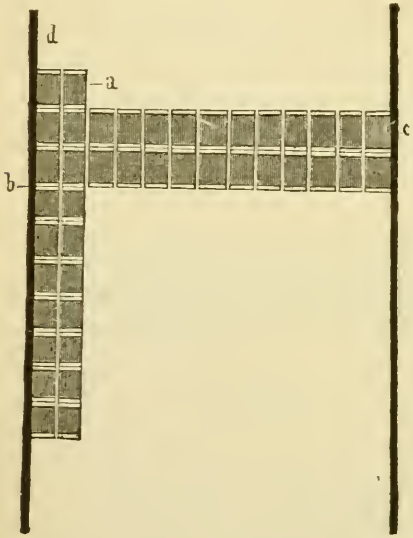


Fig. 74. Schematische Darstellung eines Stücks Muskelfaser.

deren Summation die Erscheinungen an ganzen Muskeln zu Stande kommen.

4. Somit hätten wir also anzunehmen, dass jedes Myomer der Sitz einer elektromotorischen Kraft sei, vermöge deren es an seiner Längsschnittseite positiv, an seinen Querschnitten negativ ist. Da ein jedes Myomer in eine leitende Masse eingebettet ist, so müssten in dieser Systeme von Stromcurven von den Längsschnitt- zu den Querschnittseiten der Myomeren vorhanden sein. Sind viele solche Myomeren in der von uns angenommenen regelmässigen Anordnung neben- und hintereinander gelagert, so muss, wie man durch

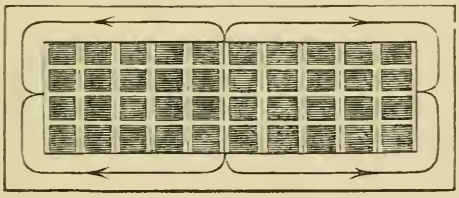


Fig. 75. Schema der elektrischen Wirkungen eines Aggregats von Myomeren.

Rechnung nachgewiesen hat, das Ganze an seiner ganzen Längsschnittseite gleichmässig positiv, an seinen Querschnittflächen gleichmässig negativ sein. Denken wir uns dieses ganze Aggregat von Myomeren von einer dünnen Schicht einer leitenden, elektrisch unwirksamen Masse umgeben, so müssen in derselben Ströme vorhanden sein, wie sie Fig. 75 darstellt. Diesen Stromcurven entspricht diejenige Vertheilung der Spannungen, welche an regelmässigen Muskelprismen gefunden wird. In der Mitte des Längsschnitts muss die grösste positive Spannung sein, in der Mitte des Querschnitts die grösste negative Spannung: beide müssen nach der Grenze hin in regelmässiger Weise abnehmen.

Ein Bündel von Muskelfasern, begrenzt durch zwei

gerade künstliche Querschnitte, mit andern Worten ein regelmässiges Muskelprisma, entspricht sehr gut diesem Schema. Die einzelnen Muskelfasern sind umgeben vom Sarkolemma, zusammengehalten und eingehüllt vom Bindegewebe. Ausserdem müssen die äussersten Schichten offenbar schneller als die im Innern des Bündels gelegenen den ungünstigen Einwirkungen des Absterbens unterliegen. Nehmen wir an, dass dies zum schnellen Verlust der elektrischen Eigenschaften führe, so werden sie bald unwirksam oder weniger wirksam sein als die innern. Besonders stark muss dieser schädliche Einfluss sich am Querschnitt gestalten, wo eine Schicht gequetschter, also todter Muskelsubstanz die wirksam gebliebenen Theile

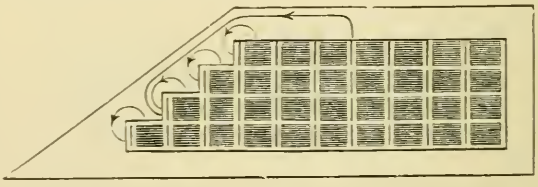


Fig. 76. Schema des schrägen Querschnitts.

überzieht. Alles dies gibt einen Mantel unwirksamer, aber leitender Masse, welche die wirksamen Myomeren umhüllt, und die Vertheilung der Spannungen am regelmässigen Muskelprisma ist vollkommen erklärt. Zerschneidet man ein solches Muskelprisma, so bleiben die Verhältnisse immer dieselben. Jedes Stückchen eines Muskelprismas muss wirken wie das Ganze.

Geben wir dem künstlichen Querschnitt eine schräge Richtung gegen die Achse der Muskelfasern, wie es bei dem regelmässigen oder unregelmässigen Muskelrhombus der Fall ist, so werden die Myomeren am Querschnitt treppenförmig übereinander geschichtet sein, bekleidet von einer Schicht zerquetschten und deshalb unwirksamen Gewebes, wie es Fig. 76 darstellt. An einem solchen Querschnitt müssen Theilströme von den positiven

Längsschnitt- zu den negativen Querschnittseiten der einzelnen Muskelelemente kreisen, welche sich zu den vom eigentlichen Längsschnitt zum Querschnitt kreisenden hinzuaddiren. Hieraus ergeben sich die Abweichungen, welche die Vertheilung der Spannungen an den Muskelrhomben aufweist.

Scheint demnach die Annahme von in den Myomeren vorhandenen elektromotorischen Kräften geeignet, die Erscheinungen an Muskeln mit künstlichen Querschnitten zu erklären, so ergeben sich dagegen Schwierigkeiten, wenn wir versuchen, dieselbe auch auf vollkommen unversehrte Muskeln zu übertragen. Du Bois-Reymond betrachtete den sehnigen Ueberzug der natürlichen Muskelfaserenden als unwirksame, leitende Schicht. Nach ihm sind daher die natürlichen Muskelquerschnitte, wie die künstlichen negativ gegen den Längsschnitt. Als er dann später fand, dass dies häufig nicht der Fall ist, dass natürliche Querschnitte sehr häufig neutral, zuweilen sogar positiv gegen den Längsschnitt sind, nahm er an, dass die Anordnung der elektrisch wirksamen Theilchen* an den Enden der Muskelfasern eine andere

---

* Du Bois-Reymond nannte die Theilchen, in welche er den Sitz der elektromotorischen Kräfte verlegte, Molekeln; daher bezeichnet man die von ihm entwickelte, im obigen vorgetragene Hypothese als die Molekularhypothese der elektrischen Erscheinungen an Nerven und Muskeln. Man darf jedoch bei dem Ausdruck „Molekel“ nicht an dasjenige denken, was sonst in der Physik und Chemie so genannt wird, d. h. die discreten Theilchen, aus denen nach den jetzigen Vorstellungen alle Materie besteht. Bei chemisch einfachen Körpern muss man sich diese Molekeln aus gleichartigen Atomen zusammengesetzt denken, bei chemischen Verbindungen aus Atomen verschiedener Art. So besteht z. B. eine Molekel Sauerstoff aus zwei Sauerstoffatomen, eine Molekel Wasserstoff aus zwei Wasserstoffatomen, dagegen eine Molekel Wasser aus zwei Wasserstoff- und einem Sauerstoffatom. Muskeln und Nerven sind aber Gebilde, welche aus verschiedenen, chemisch differenten Körpern aufgebaut sind. Eine Molekel Wasser hat schon alle Eigenschaften des Wassers; das kleinste Theilchen

sei als im Verlauf der Fasern selbst. Er nannte deshalb diese von ihm angenommene Endschicht, welche zuweilen eine messbare Länge erreichen kann, die parelektronomische Schicht.

5. Bei der grossen Aehnlichkeit, welche in dem physiologischen, sowie in dem elektromotorischen Verhalten des Nerven und des Muskels besteht, lag es nahe, die für den Muskel entwickelten Vorstellungen auch auf den Nerven zu übertragen. Dieselben mussten aber auch den für den Nerven specifischen Erscheinungen des Elektrotonus angepasst werden. Neben der Analogie mit den Magneten waren vielleicht diese letzteren auf die Entwickelung der Anschauung Du Bois-Reymond's von grösstem Einfluss. Er nahm daher an, dass auch im Nerven eine regelmässige Anordnung kleiner Theilchen bestehe, welche jedes für sich der Sitz einer elektromotorischen Kraft sei, vermöge deren der Längsschnitt positiv und der Querschnitt negativ sei. Durch die Summation der Spannungen, welche von diesen einzelnen elektromotorischen Kräften herrühren, soll dann die Gesammtwirkung eines Nerven, d. h. eines Bündels von Nervenfasern zu Stande kommen. Da jede Nervenfaser aus zahlreichen, von Markscheide und Neurilemm umgebenen Achsencylinderfibrillen und der ganze Nerv aus mehrern von Bindegewebe zusammengehaltenen Fasern besteht, so passt das in Fig. 75 dargestellte Schema auch für den Nerven.

---

eines Muskels aber, das, was wir ein Myomer genannt haben, ist ein Gemenge von zahlreichen Molekeln der verschiedensten chemischen Constitution. Es ist nicht eine physikalische oder chemische, sondern vielmehr eine histiologische oder physiologische Einheit. In ihm gehen fortwährend allerlei physikalische und chemische Processe vor. Dass diese auch mit elektrischen Strömungen verbunden sein können, welche den Flächen am Längs- und Querschnitt verschiedene Spannungen mittheilen, hat an sich nichts Unwahrscheinliches. — Ueber die Parelektronomie vgl. Anmerkungen und Zusätze Nr. 11.

Wir können jedes dieser kleinen Theilchen, aus denen wir demnach den Achsencylinder aufgebaut denken sollen, ein Neuromer nennen, müssen aber betonen, dass die histiologische Structur des Nerven für die Annahme solcher gleichartiger Theilchen keinen Anhalt gewährt, wie es beim Muskel der Fall ist. Denn die Fibrillen des Achsencylinders oder, wo diese nicht sichtbar sind, der ganze Achsencylinder erscheinen als durchaus continuirliche Gebilde von ihren Ursprüngen in den Nervenzellen bis zu der peripheren Vertheilung in den Endbäumchen. Trotzdem hat uns der Versuch, die Erscheinungen der Reizung und der Leitung der Erregung in der Nervenfaser zu erklären, veranlasst, auch für den Nerven den Aufbau aus einzelnen, regelmässig angeordneten, unter sich gleichartigen Theilchen anzunehmen. Wir haben (Kap. VIII, §. 7) den Nerven mit einer Reihe beweglicher Magnetnadeln verglichen und dadurch die Erscheinungen der Erregung und Leitung veranschaulichen können. Denkt man sich die Magnetnadeln jenes Schemas durch kleine Partikelchen ersetzt, in welchen elektrische Ströme in bestimmten Richtungen circuliren, so erhält man, da solche Ströme ähnlich aufeinander wirken wie Magnete, die gleichen Erfolge in Bezug auf die Erläuterung der Erscheinungen der Erregung und Leitung. Somit könnten wir also auch die elektrischen Wirkungen am Nerven in ähnlicher Weise erklären, wie wir es für den Muskel versucht haben.

6. Bisher haben wir nur die Ströme des ruhenden Muskels und des ruhenden Nerven berücksichtigt. Zur Erklärung der Veränderungen, welche bei der Thätigkeit eintreten, nimmt die Molekularhypothese an, dass in den hypothetischen kleinsten Muskel- und Nerventheilchen Veränderungen eintreten, durch welche die elektrische Spannungsdifferenz zwischen Längs- und Querschnitt geringer wird. Man kann sich diese Veränderungen unter der Form von Bewegungen der „Molekeln“ denken. Da

es aber an jeglichem Anhaltspunkt dafür fehlt, diese Bewegungen näher zu präcisiren, so führen sie zu keiner tiefern Einsicht in das Wesen des zu erklärenden Vorgangs. Ich halte solche Speculation für verfrüht, solange es nicht gelingt, sie so bestimmt zu formuliren, dass ein tieferes, bis in Einzelheiten eindringendes, alle Thatsachen umfassendes Verständniss der Vorgänge aus ihnen folgt.

Dasselbe gilt von dem Versuch, auf dem Boden der Molekularhypothese die Erscheinungen des Elektrotonus zu erklären. Auch hier müssen wir uns darauf beschränken, ganz allgemein zu sagen, dass unter dem Einfluss des eine Strecke des Nerven durchfliessenden elektrischen Stroms eine Veränderung in den einzelnen Nerventheilchen eintrete, infolge deren die Längsschnitte derselben an der Anode stärker positiv, an der Kathode weniger positiv werden, dass diese Veränderung an den Elektroden selbst am stärksten ist und mit der Entfernung von ihnen schnell schwächer wird. Auch in diesem Falle unterlassen wir es, die Art dieser Veränderung genauer anzugeben, da es nicht möglich ist, dies in einer Weise zu thun, welche den Vorgang wirklich dem Verständniss näher bringt.

In Du Bois-Reymond's Darstellung war die hier vorgetragene Hypothese allerdings viel bestimmter durchgeführt. Er dachte sich den Muskel und Nerven aus „Molekeln" aufgebaut, die von elektrischen Strömen umflossen werden. Durch Drehungen der Molekeln um ihre Achsen wurden die negative Schwankung und die elektrotonischen Erscheinungen erklärt. Vom rein physikalischen Standpunkt aus betrachtet, genügt die Hypothese allen Anforderungen. Es fehlt ihr aber eine genügende physiologische Grundlage. In der Form, in welcher wir sie vorgetragen haben, ist von ihr nur die Grundannahme erhalten geblieben, dass die elektrischen Erscheinungen an ganzen Muskeln und Nerven zurückgeführt werden auf elektrische Vorgänge in den kleinsten Formelementen der Muskeln und Nerven und dass in diesen auch im

Ruhezustande schon Ströme circuliren, selbst in solchen Fällen, wo an der Oberfläche der ganzen Gebilde keine Spannungsdifferenzen nachweisbar sind.

7. Wir wollen jetzt untersuchen, wie sich die entwickelten Anschauungen auf die Erscheinungen bei den elektrischen Fischen und bei den Drüsen anwenden lassen. Den elektrischen Schlag der Zitterfische haben wir offenbar als ein Analogon zur negativen Schwankung des Muskel- und Nervenstromes aufzufassen. Der scheinbare Gegensatz, dass bei letzterm ein in der Ruhe vorhandener Strom bei der Thätigkeit schwächer wird, während bei den elektrischen Fischen ein in der Ruhe unwirksames Organ bei der Thätigkeit einen Strom entwickelt, ergibt sich bei genauerer Betrachtung als ganz nebensächlich. Wenn in einem Organ äusserlich gar kein Strom nachweisbar ist, so folgt daraus noch nicht, dass im Innern desselben keine elektromotorischen Kräfte vorhanden seien. Sie können so angeordnet sein, dass an der Oberfläche überall gleiche Spannung herrscht. Geht dann durch irgend eine Einwirkung eine Veränderung mit jenen elektromotorischen Kräften vor, so wird in einem an die Oberfläche angelegten Bogen ein Strom entstehen. Waren schon vorher Spannungsdifferenzen an der Oberfläche vorhanden, so wird der Strom im angelegten Bogen eine Veränderung erleiden.

Dieselbe Betrachtung passt auch auf die Drüsen, deren elektrische Wirkungen, soweit wir dies aus den wenigen bekannten Thatsachen zu schliessen vermögen, denen am Muskel sehr ähnlich sind. In jedem Drüsenelement sind elektrische Kräfte vorhanden, welche den Grund der Drüse positiv, die offene Mündung negativ machen. Bei der Thätigkeit der Drüse werden diese Spannungsunterschiede kleiner. Diese, der „negativen Schwankung“ am Muskel analoge Wirkung überdauert die Reizung häufig lange Zeit, was vielleicht von der chemischen Wirkung der entstandenen Secrete herrührt. Dies ist auch der

Grund, warum unter Umständen, besonders nach oft wiederholten Reizungen die Richtung der Ströme sich umkehrt. In solchen Fällen kann die Aenderung bei der Reizung in entgegengesetztem Sinne erfolgen. Der Versuch, die Absonderung als Folge der elektrischen Veränderungen aufzufassen, oder umgekehrt diese als Folge der chemischen Wirkungen der Secrete, ist werthlos, da die bisher bekannten Thatsachen nicht ausreichen, um sichere Schlüsse aus ihnen zu ziehen.

8. Wir wenden uns jetzt zur Besprechung der andern Hypothese, welche annimmt, dass elektromotorische Kräfte im ruhenden Muskel und Nerven vollkommen fehlen und erst durch eine bei der Präparation eintretende Aenderung in dem chemischen Zustand des Querschnitts entstehen. Man nennt sie deshalb die Alterationshypothese. Bei der Anlage eines künstlichen Querschnitts am Muskel stirbt die dem Schnitt zunächst gelegene Schicht schnell ab; sie geräth dabei in den Zustand, welchen wir Kap. V, §. 6 als Todtenstarre kennen gelernt haben, und nimmt eine saure Reaction an. Es lag nahe zu vermuthen, dass diese Schicht durch die Berührung mit der neutralen lebenden Substanz eine elektromotorische Kraft erzeuge nach Art der sogenannten Flüssigkeitsketten. Ihre Hauptstütze findet diese Hypothese in der elektrischen Unwirksamkeit unversehrter Muskeln. Während die sogenannte Molekularhypothese diese Unwirksamkeit durch besondere Annahmen über die Anordnung der elektromotorisch wirksamen Elemente zu erklären sucht, betrachtet die Alterationshypothese die Unwirksamkeit unversehrter Muskeln und Nerven als den normalen Zustand und sieht jede Spannungsdifferenz als die Folge einer örtlichen chemischen Veränderung an.

Präparirt man einen Gastroknemius mit grosser Vorsicht, so findet man ihn häufig nur schwach oder auch gar nicht wirksam. Es genügt aber, den Sehnenspiegel der Achillessehne mit einem mässig erwärmten

Glasstab zu berühren, um das untere Ende des Muskels (den schrägen Querschnitt) negativ zu machen. Dass durch jene Berührung die unter der Sehne gelegenen Enden der Muskelfasern chemisch verändert worden sind, kann nicht nachgewiesen werden, wird aber vom Standpunkte der Alterationshypothese ohne weiteres angenommen.

Dasselbe gilt auch für die Erklärung der Wirkungen durchschnittener Nerven. Dass die dem Querschnitt benachbarte Nervenstrecke sich chemisch verändere in einer Weise, welche die veränderte Substanz elektrisch negativ gegen die lebende Nervensubstanz mache, wird zur Erklärung der Erscheinungen angenommen; ein Nachweis einer derartigen Veränderung, analog der Säuerung am Muskelquerschnitt, kann aber nicht erbracht werden.

Die sogenannte „negative Schwankung" bei der Thätigkeit der Muskeln und Nerven erklärt die Alterationshypothese durch die Annahme einer chemischen Veränderung, welche an jeder Stelle der Faser eintritt, sobald sie in den erregten Zustand übergeht, und wieder zurückgebildet wird, sobald der Erregungszustand aufhört. Ein Anhalt für diese Annahme ist für den Muskel in der nach längerer Erregung nachweisbaren Säuerung (vgl. Kap. V, §. 1) gegeben. Dass eine analoge Veränderung bei jeder Erregung eintrete, ist aber nicht nachgewiesen. Am Nerven kennt man eine ähnliche chemische Veränderung überhaupt nicht. Da bei der Thätigkeit des Nerven kaum Energie verbraucht wird, kann dabei auch kein merklicher Stoffumsatz stattfiden.

Was endlich die elektrischen Veränderungen beim Elektrotonus des Nerven anlangt, so leugnet die Alterationshypothese ihre physiologische Natur und erklärt sie als eine rein physikalische Erscheinung, bedingt durch eine an der Grenze von Neurilemma und Nervenfaser oder an der Grenze von Markscheide und Achsencylinder auftretende Polarisation. An schematischen Nachahmungen des Nerven, bestehend aus einem Flüssigkeitsfaden, in dessen Achse

ein metallischer Leiter sich befindet (sogenannten Kernleitern) lassen sich allerdings ganz gleiche Erscheinungen hervorrufen, wie sie beim Elektrotonus am Nerven auftreten. Doch folgt daraus durchaus nicht, dass sie am Nerven auf gleiche Weise zu Stande kommen. Auch scheint es nach Untersuchungen Biedermann's an marklosen Nerven, dass neben Erscheinungen, die man aus der angenommenen Polarisation ableiten kann, noch andere, rein physiologische Elektrotonuserscheinungen bestehen. Und die früher erwähnten Erregbarkeitsveränderungen zeigen doch, dass der Elektrotonus eine wirkliche physiologische Zustandsänderung des Nerven sein muss.

9. Versuchen wir es, die beiden vorgetragenen Hypothesen gegeneinander abzuwägen, so müssen wir zunächst feststellen, dass beide im grossen und ganzen geeignet sind, die Thatsachen der Beobachtung darzustellen. Beiden liegen, wie allen Hypothesen, unbewiesene Annahmen zu Grunde. Die Annahmen der Molekularhypothese sind, dass in den Muskel- und Nervenelementen elektromotorische Kräfte präexistiren und dass diese bei der Thätigkeit und beim Elektrotonus Veränderungen erleiden. Die Annahmen der Alterationshypothese sind, dass an der Grenze von lebender und absterbender und ebenso an der Grenze von thätiger und ruhender Muskel- und Nervensubstanz elektromotorische Kräfte neu entstehen. Gegen die letztere Annahme scheint besonders der Umstand zu sprechen, dass die chemischen Veränderungen, welche jene Hypothese voraussetzt, sich mit Geschwindigkeiten vollziehen müssten, für deren Annahme es kaum eine Analogie gibt. Eine Muskel- oder Nervenfaser kann in der Secunde viele hundert mal aus dem ruhenden in den thätigen Zustand übergehen und umgekehrt. Dass jedem solchen Zustandswechsel ein Wechsel im elektrischen Verhalten entspricht, geht aus der Thatsache des secundären Tetanus hervor.

Die Molekularhypothese verzichtet von vornherein darauf,

die wahre Ursache der elektrischen Wirkungen der Muskeln und Nerven anzugeben. Sie nimmt dieselben als vorhanden an und verlegt sie in die kleinsten Theilchen, aus denen man sich den Muskel und Nerven aufgebaut denken kann, denen deshalb alle Eigenschaften der ganzen Muskeln und Nerven zugeschrieben werden. Die Alterationshypothese dagegen sucht die Ursache der elektrischen Wirkungen anzugeben. Sie stützt sich dabei auf einige nachgewiesene Thatsachen (Säuerung des absterbenden Muskels u. a.), nimmt diese aber auch da an, wo entsprechende Thatsachen nicht vorliegen. Nimmt man dies alles zusammen, so scheint mir, dass der Eifer, mit welchem die Anhänger der Alterationshypothese für ihre und gegen die Molekularhypothese kämpfen, nicht im Verhältniss zu dem dadurch erzielten Gewinn für das wahre Verständniss der Erscheinung stehe.*

Besondern Nachdruck legen die Verfechter der Alterationshypothese auf den Umstand, dass elektrische Erscheinungen nicht blos an Muskeln und Nerven, sondern auch an andern Geweben, namentlich auch an Pflanzen vorkommen. Wie wir im Eingang dieses Buches (Kap. I, §. 2) gesehen haben, sind Reizbarkeit und Contractilität Eigenschaften, welche ursprünglich allem Protoplasma zukommen. Die Gewebe der höhern Pflanzen und Thiere sind Abkömmlinge solchen Protoplasmas: die Eigenschaften, die sie besitzen, haben sie von ihm geerbt. Aber die verschiedenen Gewebe haben die einzelnen Eigenschaften in sehr verschiedenem Grade entwickelt. Im Muskelgewebe ist die Contractilität, im Nervengewebe die Reizbarkeit auf die höchste Stufe gebracht, welche wir kennen.

Es kann sehr wohl sein, dass die im lebenden Protoplasma vor sich gehenden chemischen Processe mit der Entstehung elektrischer Ströme verbunden sind, und unter Umständen können dadurch an der Oberfläche der protoplasmatischen

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 11.

Gebilde bestimmte Spannungsdifferenzen entstehen. An jungen Keimpflanzen von *Pisum sativum* z. B. sind die Cotyledonen positiv gegen alle oberhalb und unterhalb derselben gelegenen Punkte. Hier finden wir also Spannungsdifferenzen ohne alle Verletzung der Gewebe. An andern saftreichen Gebilden findet man häufig die Schnittflächen negativ gegen die unverletzte Oberfläche. Vielleicht gilt dasselbe auch noch für anderes, lebhaft thätiges Protoplasma. Wahrscheinlich aber ist die Entwickelung elektrischer Ströme vorzugsweise demjenigen Protoplasma eigen, welchem die Eigenschaft der Reizbarkeit zukommt, und zwar um so mehr, je grösser die Reizbarkeit ist. Für diese Beziehung elektrischer Wirksamkeit zur Reizbarkeit spricht, dass alle reizbaren Substanzen gegen elektrische Ströme besonders empfindlich sind.

Muskeln und Nerven zeigen aber nicht blos Reizbarkeit, sondern diese ist auch einseitig differenzirt. Wie die Contractilität einer Amöbe nach allen Richtungen eine gleiche ist, so kann die Fortleitung einer Erregung, soweit man dies aus den mikroskopischen Beobachtungen zu beurtheilen im Stande ist, nach allen Richtungen in gleicher Weise erfolgen. Bei Muskel- und Nervenfasern dagegen ist die Fähigkeit der Reizleitung in einer Richtung besonders ausgebildet. Das deutet darauf hin, dass auch in der Structur eine lineare Anordnung wirksamer Theilchen vorherrschen muss. Sind also die chemischen Processe, welche im lebenden Protoplasma vor sich gehen, vielleicht überall mit Entstehung elektrischer Spannungsdifferenzen verbunden, und sind sie da, wo die Eigenschaft der Reizbarkeit besonders entwickelt ist, auch stärker, so werden sie in den Muskeln und Nerven wegen der gleichmässigen Anordnung der Theilchen auch in regelmässigerer Weise und in bestimmten Richtungen stärker auftreten als in irgendeinem andern Gebilde.

Ist diese Auffassung richtig, dann müssen auch da,

wo ausnahmsweise bei Pflanzen die Reizbarkeit stark entwickelt ist, die elektrischen Wirkungen stark und in regelmässiger Weise hervortreten. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür liefert uns die als insektenfressende Pflanze

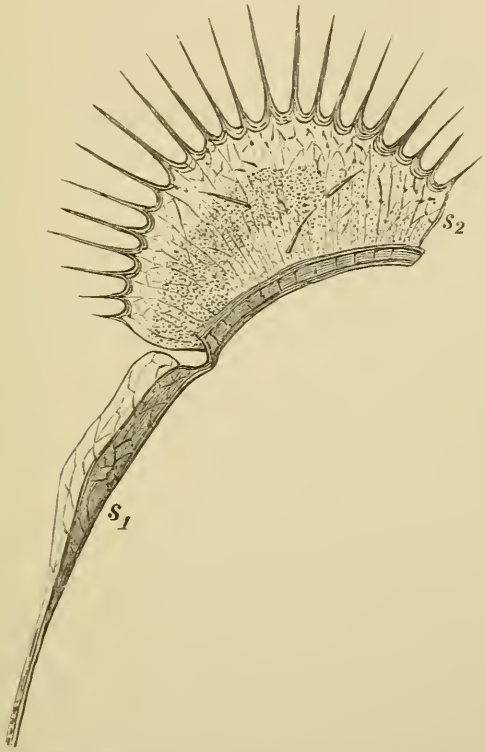


Fig. 77. Blatt der Dionaea muscipola. s_1 der Blattstiel, s_2 die Blattspreite, deren vordere Hälfte abgeschnitten ist. Man sieht die drei empfindlichen Haare und den mit Drüsen besetzten, dunkler gehaltenen Theil der Blattspreite.

besonders durch Darwin's Untersuchungen berühmt gewordene Venusfliegenfalle *(Dionaea muscipola)*.

Die Blätter der Dionaea (Fig. 77) haben einen langen, mit seitlichen Flügeln versehenen Blattstiel und eine aus zwei symmetrischen Hälften bestehende Blattspreite. Jede

Blatthälfte trägt an ihrer obern Fläche drei kleine Haare: die Aussenränder der beiden Blatthälften sind in lange, steife Borsten verlängert. Wird eins der Haare berührt, so klappen die Blatthälften nach oben zusammen, wobei die Borsten derselben ineinander greifen. Rührt die Berührung von einem Insekt her, so wird dasselbe gefangen und dann durch einen von zahlreichen Drüsen der Blattoberfläche abgesonderten Saft verdaut.

Die elektrischen Wirkungen des Dionaeablattes sind eingehend von Burdon Sanderson untersucht worden.

Leitet man zwei Punkte der Blattfläche mittels unpolarisirbarer Elektroden zu einem Galvanometer oder Capillarelektrometer ab, so findet man, dass die dem Stiel und der Mittelrippe nähern Punkte negativ gegen die von diesen entferntern sind. Reizt man das Blatt, so erfolgt eine negative Schwankung, der in der Regel eine zweite positive folgt. Diese elektrischen Erscheinungen treten auch dann ein, wenn man die Bewegungen des Blattes durch geeignete Mittel (Eingipsen u. s. w.) verhindert.

Die Bewegung des Dionaeablattes kommt nicht durch Contraction zu Stande, sondern ähnlich wie bei der Mimose (Kap. I, §. 2) durch Schlaffwerden von wasserhaltigen Zellen. Was die Mimose mit Muskeln und Nerven gemein hat, ist die Reizbarkeit. Im Stiel und Blatt liegen protoplasmatische reizbare und reizleitende Zellen und in diesen gehen, sobald die Erregung in ihnen entsteht, elektrische Veränderungen vor. Aehnliche Erscheinungen fand ganz neuerdings G. Hörmann an Nitella syncarpa, einer zu den Characeen oder Armleuchtergewächsen gehörigen cryptogamen Pflanze, deren lange Zellen die Eigenschaft der Reizbarkeit in hohem Grade zeigen. Er konnte bei ihnen sowol die Schwankung bei Erregung wie Elektrotonus nachweisen.

Wir dürfen daher wol schliessen, dass die elektrischen Erscheinungen mit der Reizbarkeit innig verknüpft seien und dass ihnen eine physiologische Bedeutung zukomme.

Jeder Versuch einer Theorie der Reizerscheinungen wird deshalb auf die elektrischen Wirkungen Rücksicht nehmen müssen.

FUNFZEHNTES KAPITEL.

1. Zusammenhang von Nerv und Muskel: 2. Isolirte Erregung einzelner Muskelfasern: 3. Entladungshypothese; 4. Princip der Auslösung; 5. Irritabilität der Muskelsubstanz; 6. Curare; 7. Chemische Reize; 8. Theorie der Nerventhätigkeit.

1. In den vorhergehenden Kapiteln haben wir die wichtigsten Eigenschaften der Muskeln und Nerven kennen gelernt. Der Muskel ist ausgezeichnet durch seine Fähigkeit sich zu verkürzen und dadurch Arbeit zu leisten. Der Nerv ist im Stande, seinerseits die Thätigkeit des Muskels anzuregen. Wie kommt diese Anregung oder die Uebertragung der Thätigkeit von dem Nerven auf den Muskel zu Stande? Das ist die Frage, mit welcher wir uns jetzt zu beschäftigen haben.

Wollen wir das Spiel einer Maschine verstehen, so müssen wir ihren Bau, die gegenseitige Lagerung der einzelnen Bestandtheile kennen. In unserm Falle kann uns nur die mikroskopische Untersuchung Aufschluss geben. Verfolgt man den Nerven nach seinem Eintritt in den Muskel, so sieht man, wie die einzelnen Fasern, welche in einem Bündel vereinigt eintreten, sich trennen und zwischen den Muskelfasern verlaufend sich im ganzen Muskel ausbreiten. Sodann sieht man, wie einzelne Nervenfasern sich theilen, und es erklärt sich so, wie jede Muskelfaser zuletzt von einer Nervenfaser (lange Muskelfasern sogar von zweien) versorgt werden kann, obgleich die Zahl der in den Muskel eintretenden Nervenfasern meistens viel geringer ist als die Zahl der den Muskel zusammensetzenden Muskelfasern. Bis der Nerv an die Muskelfaser herantritt, besitzt er noch

alle drei charakteristischen Merkmale: Neurilemma, Markscheide und Achsencylinder. In der Nähe der Muskelfaser verschmälert er sich plötzlich und verliert die Markscheide; dann verbreitert er sich wieder, das Neurilemma verschmilzt mit dem Sarkolemma der Muskelfaser und der Achsencylinder geht in ein Gebilde über, das innerhalb des Sarkolemmaschlauchs in unmittelbarer Be-

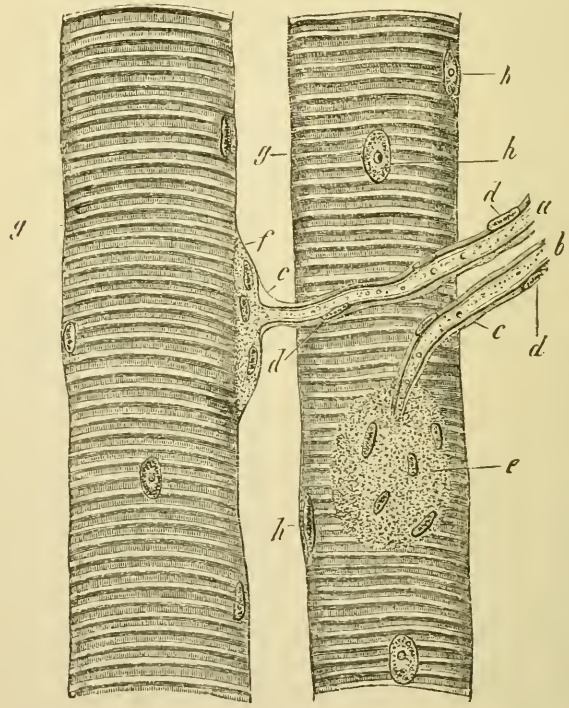


Fig. 78. Nervenendigung in den Muskeln eines Meerschweinchens.

rührung mit der eigentlichen Muskelsubstanz liegt, und welches Nervenendplatte genannt wird. Fig. 78 stellt diesen Uebergang des Nerven in den Muskel dar, wie er bei Säugethieren vorkommt. Bei andern Thieren ist die Form der Endplatte etwas abweichend, wie es die Figuren 79 und 80 zeigen. Das Verhältniss zwischen

Nerv und Muskel aber ist immer das gleiche, der Nerv tritt in unmittelbare Berührung mit der Muskelsubstanz. Darüber sind heutzutage alle Forscher einig.

2. Diese Thatsache müssen wir als Ausgangspunkt für unsere Erklärungsversuche annehmen. Solange man glaubte, der Nerv bleibe an der Aussenfläche der Muskelfaser, war es schwer zu erklären, wie durch Reizung einzelner Fasern eines Nerven eine Zuckung einzelner Muskelfasern innerhalb des Muskels möglich sein soll. Denn die Nerven-

Fig. 79. Plattenförmige Nervenendigung an einer Muskelfaser.

Fig. 80. Geweihförmige Nervenendigungen an Muskelfasern.

fasern berühren in ihrem Verlauf innerhalb des Muskels viele Muskelfasern von aussen, indem sie über diese wegziehen, um schliesslich an einer andern Muskelfaser zu enden. Man kann sich aber bei platten dünnen Muskeln überzeugen, dass bei geeigneter Reizung eines solchen Nervenfäserchens diejenigen Muskelfasern, über welche es wegzieht, in Ruhe bleiben und nur diejenigen zucken, in welchen die Nervenfaser endigt. Hierdurch wird bewiesen, dass die in der Nervenfaser vorhandene Erregung nicht durch die Scheiden hindurch zu wirken vermag, dass viel-

mehr jede Erregung nur da auf die Muskelsubstanz übergehen kann, wo Nervensubstanz und Muskelsubstanz sich wirklich unmittelbar berühren, also innerhalb des Sarkolemmaschlauchs. Die Erregung bleibt, wie wir schon wissen, isolirt im Innern derjenigen Faser, in welcher sie durch einen Reiz entstanden ist, und überträgt sich nicht auf eine benachbarte Nervenfaser. Wie sollte sie sich also gar auf die Muskelsubstanz übertragen können, solange sie von dieser nicht nur durch die Nervenscheiden, sondern noch obendrein durch das Sarkolemma der Muskelfaser getrennt ist.

Wenn aber die Nervenfaser das Sarkolemma durchbricht, wie aus dem oben geschilderten mikroskopischen Befund hervorgeht, und wenn Nervensubstanz und Muskelsubstanz in unmittelbare Berührung kommen, dann ist die Uebertragung der im Nerven vorhandenen Erregung auf die Muskelsubstanz begreiflich. Ob der Nerv nach seinem Eintritt in das Sarkolemma mit einer Nervenplatte oder mit einem Nervennetz endigt, ist physiologisch von geringem Belang. Alles, was wir brauchen, um den Vorgang der Uebertragung begreiflich zu machen, ist nur unmittelbare Berührung der Nervensubstanz mit der contractilen Substanz, und diese ist bei der einen wie bei der andern Form der Nervenendigung gegeben.

3. Es liegt nahe, an die elektrischen Eigenschaften der Nerven und Muskeln zu denken und von diesen aus die Erklärung zu versuchen. Mit dem Vorgang der Erregung des Nerven ist, wie wir gesehen haben, eine elektrische Schwankung verbunden; wenn diese am Muskel anlangt, könnte sie erregend auf die Muskelsubstanz wirken, welche ja gegen elektrische Schwankungen sehr empfindlich ist.

Wir können die hier entwickelte Vorstellung mit E. Du Bois-Reymond die Entladungshypothese nennen. Nach ihr stellen wir uns das Muskelende der Nervenfaser ähnlich wie eine elektrische Platte in den elektrischen

Organen der Zitterfische vor. Wie in dieser unter dem Einfluss der Nervenerregung eine elektrische Entladung hervorgerufen wird, welche im Stande ist, andere erregbare Gebilde, wie Muskeln u. dgl. zum Zucken zu bringen, so denken wir uns, dass die am Endapparat des Nerven anlangende elektrische Schwankung reizend auf den Muskel wirke. Auf die zufällige äussere Aehnlichkeit der Nervenendplatte mit der elektrischen Platte legen wir dabei kein Gewicht. Auch da, wo keine eigentliche Endplatte vorkommt, sind die Verhältnisse im wesentlichen die gleichen. Alles, was wir voraussetzen, ist, dass in der Endausbreitung des Nerven, sie mag eine Form haben, welche sie wolle, eine elektrische Schwankung entstehe, durch welche dann die Muskelsubstanz gereizt wird.

Gegen diese Vorstellung scheint sich aber die Schwierigkeit zu erheben, dass ein solcher elektrischer Schlag nicht blos die Muskelfaser, in welcher der Nerv endet, sondern auch die benachbarten Muskelfasern erregen müsste. Denn im Muskel und seinen Hüllen haben wir nirgends elektrische Isolatoren und ein irgendwo entstehender elektrischer Schlag kann und muss sich durch die ganze Muskelmasse verbreiten. Wenn wir aber die Gesetze der Stromausbreitung in unregelmässigen Leitern berücksichtigen, wie sie im zwölften Kapitel in ihren wesentlichen Zügen angedeutet wurden, so sehen wir, dass die Stärke der Ströme in unmittelbarer Nähe des Ortes, an welchem die Entladung vor sich geht, eine erhebliche sein kann, mit der Entfernung aber so schnell abnimmt, dass sie schon in einer Muskelfaser, welche Wand an Wand mit der unmittelbar gereizten gelegen ist, ganz unwirksam werden kann. Gerade aus diesem Grunde müssen wir auf den Umstand, dass der Nerv in das Innere der Muskelfaser eindringt und dort in unmittelbare Berührung mit der Muskelsubstanz kommt, Werth legen. Nur so ist es verständlich, dass eine im Nerven entstehende Entladung den Muskel reizen kann. Einmal in der Muskelsubstanz an einem Punkte entstanden, kann

aber die Erregung innerhalb derselben sich ausbreiten, ohne dass es dazu einer weitern Mitwirkung der Nervensubstanz bedarf.*

4. Wir nehmen also an, dass die im Nerven entstandene Erregung ihrerseits zu einem Reiz wird, der den Muskel erregt. Die im Muskel dadurch freiwerdende Energie vermag, wie wir wissen, eine beträchtliche Arbeit zu leisten, welche in gar keinem Verhältniss steht zu der geringen Energie des Reizes, welche auf den Nerven wirkt, und welche im Nerven selbst, während er die Erregung leitet, frei wird. Der Nerv ist, um ein vielgebrauchtes, aber treffendes Gleichniss anzuführen, nur der Schwefelfaden, welcher an einem Ende entzündet wird und dann die Entzündung bis zu einer Pulvermine fortleitet, um diese zur Explosion zu veranlassen. Die Energie, welche im Muskel frei wird, ist chemische, aus der Oxydation seiner Stoffe entstandene: der vom Nerven ausgehende Reiz ist nur die Veranlassung, dass die im Muskel vorhandene chemische Energie in Energie der Bewegung umgesetzt wird. Solche Vorgänge nennen die Physiker: Auslösung. Der Nervenreiz löst die chemische Energie des Muskels aus, diese setzt sich in Wärme und mechanische Arbeit um. Bei jeder Auslösung kann die auslösende Energie sehr klein sein gegen diejenige, welche ausgelöst wird. Diese kann unberechenbare Zeiten in träger Ruhe verharren; wenn sie aber einmal ausgelöst ist, kann sie ungeheuere Wirkungen ausüben. Ein mächtiger Felsblock kann am Rande eines

* In derselben Weise, wie wir hier die Isolirung der Erregung in einer Muskelfaser, welche mit der Nervenfaser unmittelbar zusammenhängt, zu erklären versucht haben, kann man auch die isolirte Leitung in den Nervenfasern trotz der in ihnen ablaufenden Stromschwankungen erklären. Die nähern Auseinandersetzungen siehe in Anmerkungen und Zusätze Nr. 11, letzter Absatz.

Abgrundes in labilem Gleichgewicht jahrelang liegen, bis irgendeine geringfügige Erschütterung ihn zum Fallen bringt; ins Thal hinunterstürzend kann er dann alles auf seinem Wege zertrümmern. Man behauptet sogar, die schwache Erschütterung der Luft durch den Schall eines Maulthierglöckchens sei ausreichend, den Schneeball zum Sturz zu veranlassen, der schliesslich als mächtige, alles verheerende Lavine ins Thal hinunterdonnert. Um solche Auslösung möglich zu machen, ist labiles Gleichgewicht nöthig. Es gibt aber auch ein chemisches labiles Gleichgewicht. Kohle und Sauerstoff können Jahrtausende nebeneinanderliegen, ohne sich miteinander zu verbinden. Innig miteinander gemengt, wie im Schiesspulver, oder noch näher aneinander, wie im Nitroglycerin, sind sie in labilem Gleichgewicht: der geringste Anstoss genügt, ihre Verbindung zu Kohlensäure herbeizuführen, welche durch ihre Expansion die ungeheuere Arbeitsleistung ermöglicht. Auch im Muskel liegen Kohlenstoff und Sauerstoff in chemischem labilen Gleichgewicht nebeneinander: der Reiz des Nerven bewirkt die Auslösung, welche das Gleichgewicht stört und die chemischen und mechanischen Processe hervorruft, welche mit der Muskelcontraction verknüpft sind. Eine Anordnung von der hier beschriebenen Art nennen wir empfindlich, weil schon ein geringfügiger Anstoss ausreicht, das labile Gleichgewicht zu stören und die Umformung der Energie herbeizuführen. Der Muskel ist also eine empfindliche Maschine. Aber der Nerv ist in noch höherm Grade empfindlich, da noch geringere Störungen seines Gleichgewichts die Umsetzung der in ihm vorhandenen Energie herbeiführen können. Diese ist freilich keiner grossen Wirkungen fähig. Sie würde kaum nachweisbar sein, wenn die empfindliche Maschine, welche wir Nerv nennen, nicht mit der ebenfalls empfindlichen, aber grösserer Leistungen fähigen Maschine, Muskel genannt, in einer Weise verknüpft wäre, dass die Thätigkeit der einen auslösend auf die andere einwirkt.

5. Eine empfindliche Maschine ist nicht gegen alle möglichen Anstösse gleich empfindlich. Dynamit* kann man mit dem Hammer auf dem Amboss schlagen, ohne dass es explodirt: man kann es mit einer Cigarre in Brand setzen, es brennt ruhig ab wie ein Feuerwerkskörper. Wenn es aber mit dem Funken eines Zündhütchens in Berührung kommt, explodirt es und entfaltet seine gewaltigen Wirkungen. Der Nerv ist empfindlich gegen elektrische Schläge, gewisse mechanische, thermische und chemische Einflüsse. Er ist unempfindlich gegen viele andere Einflüsse. Diejenigen Einwirkungen, gegen welche der Nerv empfindlich ist, haben wir Reize genannt. Der Muskel ist empfindlich gegen elektrische Schläge, gegen gewisse mechanische, thermische, chemische Reize, vor allen Dingen aber gegen die Einwirkung des thätigen Nerven. Diese kann, wie wir in den vorhergehenden Paragraphen gesehen haben, vielleicht auf elektrische Reizung zurückgeführt werden. Muskel und Nerv verhalten sich gegen Reize im wesentlichen gleich. Da wir aber jetzt wissen, dass im Innern des Muskels zwischen seinen Fasern auch Nerven verlaufen, ja, dass diese sogar in das Innere der Muskelfasern eindringen, so kommt uns ein Bedenken. Vielleicht ist der Muskel gar nicht selbständig reizbar. Vielleicht sind es, wenn wir äussere Reize auf den Muskel einwirken lassen, immer nur die intramuskulären Nerven, welche wir reizen, und die dann erst ihrerseits auf die Muskelfasern einwirken. Mit andern Worten, es ist die Frage zu beantworten: Ist der

---

* Dynamit ist ein Gemenge von Nitroglycerin und Kieselguhr, einer aus kieselhaltigen Infusorienschalen bestehenden Erde. Nitroglycerin ist eine aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff zusammengesetzte, höchst explosible Flüssigkeit. Bei der Explosion entstehen aus einem Volum der Flüssigkeit mehr als 10000 Volume Gase: Kohlensäure, Wasserdampf, Stickstoffoxydul und Stickstoff. Daher die mächtige Wirkung. Weiteres über „Auslösung" siehe in Balfour Stewart, „Die Erhaltung der Energie". Leipzig 1875.

Muskel nur reizbar durch Vermittelung des Nerven oder auch unabhängig von diesem durch unmittelbare Einwirkung irgendwelcher Reize?

Die Fragestellung ist durchaus nicht neu. Schon Albert von Haller, der Dichter und Physiologe (1708—77) hat sie aufgeworfen und er war vielleicht nicht der erste, der es that. Haller entschied sich für die zweite der beiden Möglichkeiten. Er unterschied zwei Grundeigenschaften aller lebenden Substanz: Contractilität und Irritabilität. Dem Nerven schrieb er nur die letztere zu, dem Muskel dagegen beide. Haller fand lebhaften Widerspruch unter seinen Zeitgenossen, und es entspann sich ein Streit, welcher bis in die neueste Zeit fortgedauert hat. Zu Haller's Zeiten kannte man natürlich nur die gröbsten Nervenverzweigungen. Da er im Herzen keine Nerven auffinden konnte, so sah er in den selbständigen Bewegungen desselben einen durchschlagenden Beweis für die Irritabilität der Muskelsubstanz. Je weiter wir mit Hülfe des Mikroskops die Nerven verfolgen können, desto schwieriger wird selbstverständlich die Entscheidung der aufgeworfenen Frage.*

6. Im Jahre 1856 machte der französische Physiologe Claude Bernard Versuche mit einem aus Guayana eingeführten Gifte, welches die dortigen Indianer zum Vergiften ihrer Pfeile benutzten. Es kommt unter dem Namen Curare, Worara oder Wurali als ein brauner eingedickter Pflanzensaft in ausgehöhlten kürbisartigen Früchten, sogenannten Kalebassen, zu uns. Er fand, dass die mit solchem Curare vergifteten Thiere gelähmt werden, dass an den gelähmten Thieren die Reizung der

* Die oben (§. 3) entwickelte Entladungshypothese setzt eigentlich schon voraus, dass die Muskelsubstanz elektrisch reizbar sei. Aber selbst wenn sie bewiesen wäre, bliebe immer noch die Frage offen, ob auch andere (mechanische, thermische und chemische) Reize ohne Vermittelung der Nerven unmittelbar die Muskelsubstanz zu reizen im Stande seien.

Nervenstämme, selbst mit den stärksten elektrischen oder andern Reizen, ganz wirkungslos ist, während die Muskeln selbst noch gut reizbar bleiben. Das war nichts Unerhörtes. Schon früher hatte Harless in München eine ähnliche Beobachtung an stark ätherisirten Thieren gemacht. Aber bald nachher fanden gleichzeitig Koelliker in Würzburg und auch Bernard selbst bei der Fortsetzung seiner Versuche etwas Neues. Wenn man bei einem Frosch die Blutgefässe in der Kniekehle unterbindet und dann das Thier mit Curare vergiftet, so wird der Unterschenkel nicht gelähmt. Man kann auch durch Reizung des Hüftnerven die Muskeln des Unterschenkels zur Zusammenziehung bringen, in welche das Gift nicht eindringen konnte, weil die betreffenden Gefässe unterbunden waren. Wie steht nun die Frage? Das Curare lähmt nicht die Muskeln, denn diese bleiben immer und überall reizbar; es lähmt aber auch nicht die Nervenstämme, denn diese bleiben reizbar, wenn das Gift zwar zu den Nerven, aber nicht in den Muskel gelangen kann. Es bleibt nur eine Möglichkeit übrig: das Gift lähmt etwas, was zwischen dem Nervenstamm und der Muskelfaser liegt, darum kann der Nervenstamm nicht mehr auf den Muskel wirken. Wie, wenn dieses Etwas die Nervenendigungen wären? — Dann wäre ja die unmittelbare Erregbarkeit der Muskelsubstanz ohne Betheiligung der Nerven, die vielbestrittene Irritabilität der Muskelsubstanz bewiesen.

Die auffallende Erscheinung steht nicht allein da. Ganz wie das Curare verhalten sich auch einige andere Gifte, z. B. Nicotin, Coniin. Auch von diesen werden die Nervenstämme und die Muskelsubstanz nicht gelähmt, wol aber ein zwischen beiden gelegener Theil. Es fragt sich nur, wodurch kann man beweisen, dass dieser Theil gerade das allerletzte Nervenende sei.

Vergegenwärtigen wir uns die Verhältnisse der Nerven und ihres Uebergangs in die Muskelfaser, so können wir wol verstehen, warum das Gift nicht, oder doch sehr wenig

auf die Nervenstämme wirkt. Die Nervenfasern erhalten nur wenig Blutgefässe, das im Blute aufgelöste Gift kann daher nur sehr langsam und in geringem Maasse zu ihnen kommen; ausserdem bildet wahrscheinlich die fettreiche Markscheide eine Art von schützender Hülle um den Achsencylinder. An der Eintrittsstelle des Nerven in die Muskelfaser aber verliert sich die Markscheide und gerade an dieser Stelle ist ein sehr entwickeltes Netz von Blutgefässen vorhanden. Wenn wir annehmen, dass diese Stelle des Nerven, also nicht das allerletzte, innerhalb des Sarkolemmas gelegene Ende desselben durch das Gift gelähmt werde, so sind alle oben angeführten Erscheinungen vollkommen erklärt. Aber für die Irritabilitätsfrage können sie dann nicht verwerthet werden.

Vergleicht man einen mit Curare vergifteten Muskel mit einem gleichen, aber unvergifteten, so zeigt sich, dass der erstere weniger erregbar ist, d. h. dass man stärkere Reize anwenden muss, um ihn zur Zuckung zu bringen. Man kann dies so erklären, dass die Muskelsubstanz zwar reizbar ist, aber schwerer erregbar als die intramuskulären Nerven. Für die selbständige Reizbarkeit der Muskelsubstanz können ferner noch folgende Wahrscheinlichkeitsgründe angeführt werden. Ein Nerv wird durch kurze, plötzliche Stromschwankungen stark erregt, ein unvergifteter Muskel verhält sich ebenso; aber ein mit Curare vergifteter Muskel ist gegen kurz dauernde Stromstösse weniger empfindlich als gegen langsamer verlaufende. Schreiben wir der Muskelsubstanz selbständige Reizbarkeit zu, dann brauchen wir nur anzunehmen, dass ihr eine grössere Trägheit innewohne als der Nervensubstanz, sodass die reizenden Einwirkungen eben längere Zeit brauchen, um wirksam zu werden.

7. Die vielbesprochene Irritabilitätsfrage ist, wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich geworden sein wird, hauptsächlich dadurch entstanden, dass dieselben Reize, welche auf den Nerven wirken, auch auf den Muskel, und zwar

auch auf den mit Curare vergifteten Muskel einzuwirken vermögen. Kleine Unterschiede haben wir eben kennen gelernt; wenn es gelänge, grössere Unterschiede nachzuweisen, insbesondere wenn es gelänge, Reize aufzufinden, welche auf die Muskelsubstanz wirken, auf die Nervensubstanz dagegen nicht, so wäre damit für die Irritabilitätslehre ein neuer Standpunkt gewonnen. Keine Art der Reizung ist so mannichfaltiger Abwechselungen fähig als die chemische. Aus der unendlichen Zahl von chemischen Körpern können wir diejenigen heraussuchen, welche überhaupt den Nerven oder Muskel reizen und jeden von diesen können wir in den verschiedensten Concentrationsgraden der Probe unterwerfen. Wenn es überhaupt Unterschiede zwischen Nervensubstanz und Muskelsubstanz gibt, so ist hierbei die Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass wir sie auffinden. Von diesen Voraussetzungen ausgehend hat Kühne das Verhalten von Nerven und Muskeln gegen chemische Reize untersucht, und er glaubte in der That, einige Unterschiede aufgefunden zu haben.

Um das Verhalten der Nerven und Muskeln gegen chemische Reize zu untersuchen, brachte Kühne die zu prüfende Substanz mit einem frisch angelegten Querschnitt des Nerven oder Muskels in Berührung. Als Muskel benutzte er den dünnen, parallelfaserigen *Musculus sartorius* vom Oberschenkel. Er hing ihn in einer Klemme, die seine untere spitze Sehne festklemmt, auf, also verkehrt, und schnitt sein oberes, nach unten hängendes Ende ab. An den so erzeugten Querschnitt brachte er die zu prüfende Flüssigkeit und beobachtete, ob eine Zuckung eintritt oder nicht. Man kann dann die kurze benetzte Strecke abschneiden und den Versuch wiederholen und so fort, solange der Muskel reicht. Aehnlich verfuhr er mit dem Nerven: er benutzte dazu den Hüftnerven, wie bei allen Reizversuchen, entweder mit dem ganzen Unterschenkel oder mit dem Wadenmuskel allein. Handelt es sich darum, flüchtige Körper, Dämpfe oder

Gase zu prüfen, so muss man die Muskeln auf geeignete Weise von den Nerven abschliessen.

Der Muskel ist gegen einige Stoffe ausserordentlich empfindlich. Salzsäure, ein Theil mit 1000 bis 2000 Theilen Wasser verdünnt, gibt starke Zuckungen. Von Ammoniak genügt die geringste Spur, um starke Contraction zu bewirken. Man muss sich deshalb bei diesen Versuchen des Rauchens enthalten, weil die im Tabacksrauch enthaltene sehr geringe Ammoniakmenge ausreicht, fortwährend Zuckungen zu bewirken. Der Nerv hingegen ist gegen Salzsäure viel weniger empfindlich und gegen Ammoniak durchaus unempfindlich. Man kann den Nerv in die stärkste Ammoniaklösung tauchen; er stirbt darin sehr schnell ab, er wird aber nicht durch sie gereizt. Dies sind die auffallendsten Unterschiede. Ausserdem ist noch zu erwähnen, dass Glycerin und Milchsäure in concentrirtem Zustande reizend auf den Nerven wirken, auf den Muskel nicht, und dass bei vielen andern Stoffen (Alkalien, Salze) kleine Unterschiede vorkommen, indem bald bei den Nerven, bald bei den Muskeln eine etwas geringere Contraction schon ausreicht, Zuckung zu bewirken.

Wie man sieht, sind die Unterschiede sehr gering. Kühne legte dennoch Werth auf dieselben und schloss aus ihnen zu Gunsten der Irritabilitätslehre. Er stützt diesen Schluss noch durch folgende Beobachtungen. Für die specifischen Muskelreize (Ammoniak — höchst verdünnte Salzsäure) ist es ganz gleichgültig, ob man mit gewöhnlichen Muskeln arbeitet oder mit solchen, die man vorher mit Curare vergiftet hat. Es macht auch keinen Unterschied, ob man durch den Nerven eines solchen Sartorius einen starken aufsteigenden Strom leitet, und dadurch die intramuskulären Nervenverästelungen in starken Anelektrotonus versetzt, also lähmt. Er sieht darin einen Beweis, dass eben bei dieser Art der Reizung die im Muskel sich verbreitenden Nerven ganz unbetheiligt sind. Er hat ferner gefunden, dass die Nerven im Sartorius

nicht gleichmässig vertheilt sind. Sie treten etwas unterhalb der Mitte des Muskels ein und vertheilen sich zwischen den Muskelfasern nach oben und unten, aber man kann sie nicht bis an die Enden des Muskels verfolgen, sondern an diesen Enden gibt es 2 bis 3 mm lange Strecken, wo wenigstens keine gröbern Nervenfasern mehr vorhanden sind. Die eigentlichen Muskelreize wirken an diesen Stellen genau ebenso wie an den andern Stellen, dagegen die Nervenreize (concentrirte Milchsäure und Glycerin) wirken an den Enden niemals, während sie an den nervenhaltigen Theilen Zuckungen einzelner Fasern hervorrufen. Diese nervenhaltigen Theile sind auch elektrisch erregbarer als die Enden: durch Curare und durch Anelektrotonus wird ihre Erregbarkeit herabgesetzt, die der nervenfreien Enden aber bleibt unverändert.

Gegen die Beweiskraft der chemischen Reizversuche sind Einwände erhoben worden, deren Berechtigung nicht bestritten werden kann. Alle Flüssigkeiten, welche den Muskel reizen, sind gute Leiter der Elektricität. Benetzt man den Muskelquerschnitt, so zieht sich etwas von der Flüssigkeit durch Capillarität auch an dem Längsschnitt in die Höhe. Dadurch entsteht ein leitender Bogen für den Muskelstrom, dessen plötzlich eintretende Schliessung reizend auf den Muskel wirken kann. Die specifischen Nervenreize (Glycerin und Milchsäure) wirken wasserentziehend, und dass dadurch der Nerv stark gereizt wird, ist bekannt. Es bleibt danach nur ein sicherer Unterschied zwischen Nerv und Muskel bestehen, das Verhalten gegen Ammoniak, welches auf den Nerven gar nicht, auf den Muskel stark erregend wirkt.

8. Fassen wir das Vorhergehende zusammen, so können wir sagen: Ein bindender Beweis für die selbständige Reizbarkeit (Irritabilität) des Muskels ist nicht gegeben: ebenso wenig aber ist sie widerlegt. Um zu verstehen, wie der Nerv auf den Muskel wirkt, muss man annehmen, dass der Muskel durch ihn gereizt wird, und deshalb

liegt, bei der sonstigen Aehnlichkeit zwischen Nerv und Muskel, kein zureichender Grund vor, zu bestreiten, dass er auch durch andere Reize erregt werden kann. Wenn man trotzdem dem Muskel die Fähigkeit, durch äussere Reize erregt zu werden, absprechen und alle derartige Erregungen nur von den Nervenendigungen herleiten will, so kommt man leicht dahin, zwischen diesen Endigungen und der Nervensubstanz der Fasern grössere Unterschiede anzuerkennen als zwischen den Nervenendigungen und der Substanz des Muskels. Es scheint mir deshalb einfacher zu sein, bei der Haller'schen Lehre zu bleiben. Trifft der Reiz nicht den Muskel selbst, sondern wirkt er auf den Nerven, so pflanzt sich die Erregung von Querschnitt zu Querschnitt fort, bis sie an den Nervenendigungen angelangt ist. Von diesen wird sie auf den Muskel übertragen. Das ist aber keine Erklärung des Vorgangs, sondern nur eine Umschreibung der Thatsache und enthält die stillschweigende Voraussetzung, dass die Muskelelemente den in den Nervenelementen fortgepflanzten Erregungsvorgang im wesentlichen unverändert aufnehmen und weiter von Muskelelement zu Muskelelement fortpflanzen.

Um diese Vorgänge einigermassen dem Verständniss zugänglich zu machen, haben wir angenommen, dass der Nerv aus einer Reihe von hintereinander gelagerten Theilchen zusammengesetzt sei, deren jedes durch eigene Kräfte und durch die Einwirkung der benachbarten Theilchen in einer bestimmten Lage festgehalten wird. Was auf den Nerven als Reiz wirken soll, muss die Theilchen aus dieser Lage bringen, eine Erschütterung erzeugen, welche sich fortpflanzt, indem die veränderte Lage eines Theilchens eine Störung in dem Gleichgewicht des Nachbartheilchens verursacht, also auch dieses in Bewegung setzt. Ganz ähnlich können wir uns den Vorgang der Erregung und Leitung in der Muskelfaser vorstellen. Mit der Erregung innig verbunden ist eine Veränderung der elektrischen Eigenschaften, indem jedes Theilchen, solange es von

seiner Ruhelage abweicht, negativ gegen alle ruhenden Nerven- oder Muskeltheilchen ist. Sowie aber durch diese elektrische Veränderung jedes Theilchen auf das ihm benachbarte erregend wirken kann, so muss auch der im Nerven entstandene elektrische Vorgang im Stande sein, auf den Muskel zu wirken, falls dieser gegen elektrische Schwankungen empfindlich ist. Die Fortpflanzung der Erregung im Nerven selbst bestände also aus einer Reihe von aufeinander folgenden Reizungen. Die Erregung entsteht sozusagen in jedem Querschnitt des Nerven neu. Und dasselbe muss auch von der Muskelfaser gelten, wenn die Erregung sich in der Faser fortpflanzt, gleichgiltig, ob sie ursprünglich in der Muskelfaser entstanden, oder ob sie vom Nerven hergekommen ist.

SECHZEHNTES KAPITEL.

1. Verschiedene Arten von Nerven; 2. Centralnervensystem; 3. Nervenzellen; 4. Eigenschaften der Nervenzellen; 5. Willkürliche und automatische Bewegung; 6. Reflexbewegung und Mitempfindung; 7. Empfindung und Bewusstsein; 8. Hemmung; 9. Specifische Energien der Nervenzellen; 10. Schluss.

1. Die Untersuchungen, durch welche wir bisher zur Erkennung der Eigenschaften der Nervenfasern zu gelangen suchten, wurden fast ausschliesslich an motorischen Nerven angestellt. Der Umstand, dass an den Fasern selbst bei ihrer Thätigkeit keinerlei sichtbare oder auf andere Weise erkennbare Veränderungen auftreten (ausgenommen die im 13. Kapitel abgehandelten elektrischen Erscheinungen), dass aber die Thätigkeit der motorischen Nerven leicht und auf bequeme Weise durch

die von ihnen auf die Muskeln ausgeübten Wirkungen studirt werden kann, zwang uns zu dieser Beschränkung. Nur gelegentlich haben wir gesehen, dass manches von dem, was an motorischen Nerven gefunden war, auch für andere Nervenarten zutrifft.

Neben den gewöhnlichen motorischen Nerven, welche mit den quergestreiften Muskeln in Verbindung stehen, gibt es auch solche, die zu glatten Muskelfasern gehen. Unter ihnen sind die vasomotorischen Nerven hervorzuheben, welche die glatten Muskelfasern der Blutgefässe versorgen und durch Veränderungen der Gefässweite den Blutstrom reguliren. Soviel man aus den Erfolgen der Reizung sehen kann, verhalten sie sich ganz gleich den andern motorischen Nerven. Dasselbe gilt auch von den secretorischen Nerven, welche zu den Drüsen gehen. Wenn durch Reizung derselben statt der Muskelcontraction die Absonderung eines Secrets eingeleitet wird, so kann dies an der Verschiedenheit der Endapparate liegen. Eine Drüse kann sich nicht contrahiren wie ein Muskel: wird sie durch Einwirkung eines Nerven zur Thätigkeit veranlasst, so sondert sie ein Secret ab, das ist eben ihre Thätigkeit. Auf eine Verschiedenheit der Nerven darf man daraus nicht schliessen.

Schwieriger liegt die Sache bei denjenigen Nerven, durch deren Erregung Empfindungen veranlasst werden. Zwar ihre Fasern selbst verhalten sich gegen Reize nicht wesentlich anders wie motorische Nerven; die Endapparate dagegen, mit denen jene an der Peripherie in Verbindung stehen, die sogenannten Sinnesorgane, zeigen ganz abweichendes Verhalten. Ob das nur an diesen „Aufnahmeapparaten“ für die verschiedenartigen Reize liegt und ob die Nervenfasern selbst mit denen anderer Nerven gleichartig sind oder nicht, bedarf einer besondern Untersuchung.

Die Erregung von Empfindung tritt nur dann als Folge der Reizung dieser Nerven ein, wenn dieselben noch mit den Centralorganen des Nervensystems in Verbindung

stehen. Dieser Umstand nötigt uns, zu untersuchen, welche Eigenschaften wir diesen Centralorganen zuzuschreiben haben, namentlich worin sie sich von den peripherischen Nervenfasern unterscheiden. Da aber auch die motorischen Nervenfasern mit jenen Centralorganen zusammenhängen und nach ihrer Abtrennung manche vorher beobachtete Erscheinungen ausfallen, so erkennen wir, dass in den Centralorganen verschiedenartige Vorgänge stattfinden, welche einzeln untersucht werden müssen.

Die motorischen und secretorischen Nerven haben ihre Endorgane, in denen die Wirkung ihrer Erregungen zu Tage tritt, in der Peripherie, die sensorischen Nerven dagegen im Centrum. Erstere werden daher als centrifugalleitende, letztere als centripetalleitende Nerven bezeichnet.* Es gibt aber auch Nervenfasern, welche an beiden Enden mit Elementen des Centralnervensystems in Verbindung stehen. Diese können wir füglich als intercentrale Nerven bezeichnen. Wir haben jetzt zu untersuchen, ob diesen Unterschieden der physiologischen Wirkung nachweisbare Unterschiede der Nervenfasern entsprechen, oder ob wir alle Nervenfasern für gleichartig anzusehen haben. In diesem Falle müssen wir die verschiedenartige Wirkung auf andere Weise zu erklären versuchen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt keinerlei Verschiedenheiten, denn der schon früher angegebene Unterschied zwischen markhaltigen und marklosen Fasern ist für die vorliegende Frage ohne Bedeutung. Es scheint, als ob die Markscheide für die Thätigkeit des Nerven

* Diese Bezeichnungen sollen nicht besagen, dass die einen nur in dieser, die andern nur in jener Richtung leiten können. Das Gegentheil wurde schon früher (Kap. XIII, §. 3) hervorgehoben. Vielmehr soll mit jener Bezeichnung nur festgestellt werden, dass die Erregungen, wie sie normalerweise unter den im Organismus herrschenden Bedingungen vorkommen, bei den motorischen Nerven im Centrum entstehen und auf Organe in der Peripherie wirken, bei den sensorischen Nerven dagegen an der Peripherie entstehen und auf Theile des Centrums wirken.

überhaupt von untergeordneter Bedeutung ist. Jedenfalls geht das Vorhandensein oder Fehlen einer Markscheide durchaus nicht parallel mit Verschiedenheiten in den physiologischen Wirkungen der Nerven. Ebenso wenig Werth ist auf die kleinen Unterschiede in den Dickendurchmessern der einzelnen Nervenfasern zu legen.

Auch die experimentelle Prüfung zeigt keine Unterschiede. Die elektromotorischen Wirkungen sind bei allen die nämlichen. Bei elektrischer, mechanischer, thermischer und chemischer Reizung verhalten sich alle Nervenfasern durchaus gleichartig. Anders verhalten sich freilich die an den peripherischen Enden der centrifugalleitenden Nerven gelegenen Aufnahmeorgane; denn diese sind je nach ihrem Bau für ganz verschiedene Reize empfänglich, welche auf Nervenfasern selbst gar nicht einwirken (Schall, Licht u. s. w.). Die von diesen Organen ausgehenden Nervenfasern aber dürfen deshalb nicht als verschieden angesehen werden, solange nicht wirkliche Unterschiede an ihnen selbst nachgewiesen worden sind. Wir können uns vielmehr den Sachverhalt so vorstellen, dass durch die physikalischen und chemischen Reize, welche auf jene Aufnahmeorgane eingewirkt haben, in den mit ihnen zusammenhängenden Nervenfasern dieselbe Art von Veränderung hervorgerufen wird, welche wir bei den motorischen Nerven mit dem Namen „Erregung" bezeichnen und die wir in den vorhergehenden Kapiteln studirt haben.

2. Was die Centralorgane des Nervensystems besonders auszeichnet, ist das zahlreiche Vorhandensein von Nervenzellen neben den auch in ihnen zahlreich vorkommenden Nervenfasern. Bei den Wirbelthieren bildet das Centralnervensystem eine compacte Masse von Nervensubstanz, welche in der Wirbelsäule und Schädelkapsel eingeschlossen ist. Von dieser gehen zahlreiche Nervenfasern aus, welche durch Löcher in den Wandungen der Wirbelsäule und des Schädels jene Hohlräume ver-

lassen und als peripherische Nerven zu allen Organen des Körpers ziehen. Ausserdem kommen Nervenzellen in kleinern Anhäufungen zu sogenannten Ganglien oder Nervenknoten zusammengedrängt oder auch vereinzelt vor, besonders in den Eingeweiden.

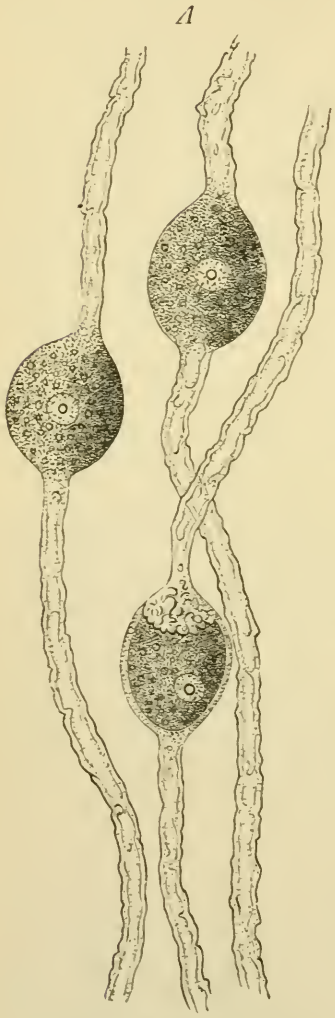


Fig. 81. Nervenzellen mit nervösen Fortsätzen.

Das in der Schädelkapsel eingeschlossene vordere oder Kopfende des Centralnervensystems der Wirbelthiere ist um so höher entwickelt, je höher das Thier in der Stufenleiter des zoologischen Systems steht. Man bezeichnet es als Gehirn. Von ihm entspringen alle Nerven, welche zu den höhern Sinnesorganen (Auge, Ohr) ziehen. Die strangförmige untere Abtheilung des Centralnervensystems, welche innerhalb der Wirbelsäule liegt, heisst Rückenmark. Sie zeigt bei den verschiedenen Wirbelthieren viel grössere Uebereinstimmung des Baues. Von ihr entspringen zahlreiche motorische und sensible Nerven, welche sich in den Muskeln, der Haut und den innern Organen des Rumpfes und der Extremitäten verbreiten. Ausserdem findet man an der Bauchseite der Wirbelthiere noch zwei der Länge nach verlaufende Stränge von Nervenfasern, welche in regelmässigen Abständen von Nervenknoten oder Ganglien unterbrochen sind. Von diesen gehen Verbindungsfäden

aus, sowol zum Centralnervensystem wie zu dem aus diesen entspringenden Nerven; andere Fasern gehen von den Ganglien zu den Eingeweiden. Dieses System von Zellhaufen und Fasern (welche gewöhnlich marklos sind) nennt man Sympathicus oder das sympathische Nervensystem. In den Verbreitungsbezirken seiner Fasern sowie

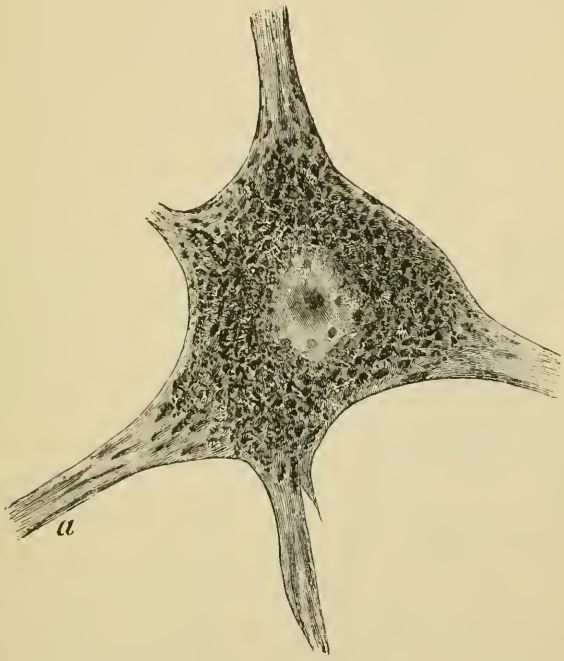


Fig. 82. Nervenzelle aus dem Centralnervensystem mit Kern und Kernkörperchen und mehrern Fortsätzen, von denen einer *(a)* ein Achsencylinderfortsatz oder Neurit ist.

einzelner Hirnnerven findet man vereinzelte Nervenzellen oder kleinere Anhäufungen derselben, an einzelnen Stellen auch grössere Ganglien eingeschaltet.

3. Die in diesen Organen vorkommenden Nervenzellen können verschiedene Formen haben. Zuweilen erscheinen sie als kugelige oder elliptische Gebilde in den Verlauf einer peripherischen Nervenfaser eingeschaltet, wie es Fig. 81 zeigt. Man unterscheidet an diesen

Nervenzellen einen protoplasmatischen Leib mit Kern und Kernkörperchen und zwei Fortsätze, welche in geringer Entfernung von der Zelle eine deutliche Markscheide erhalten und dann ganz das Aussehen und die Bedeutung gewöhnlicher Nervenfasern annehmen. In den Ganglien der hintern Wurzeln des Rückenmarks* findet man Zellen mit nur einem Fortsatz, der sich aber bald in zwei Zweige spaltet, von denen der eine in das Rückenmark eintritt, während der andere nach der Peripherie zieht und sich dort in der Haut und andern Organen verbreitet. Meistens aber haben die Nervenzellen mehr als zwei Fortsätze und unregelmässige Formen, wie es die Figuren 82 und 83 zeigen. In diesem Falle unterscheidet sich gewöhnlich ein Fortsatz von den andern dadurch, dass er eine Strecke weit von der Zelle die Form eines drehrunden, hellen Stranges beibehält, der sich dann plötzlich mit einer Markscheide umgibt und nun vollkommen das Aussehen einer markhaltigen Nervenfaser bietet. Verfolgt man diese Faser weiter, so sieht man, dass sie (in der Peripherie oder im Centrum) mit

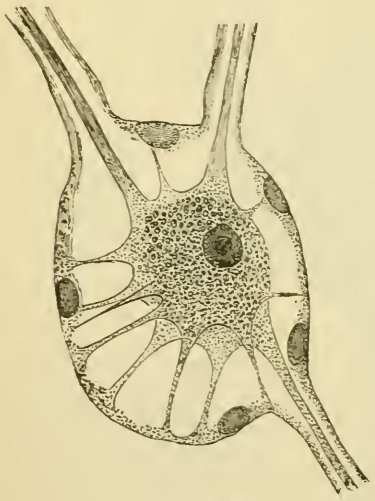


Fig. 83. Periphere Nervenzelle mit Hülle.

---

* Die Nerven des Rückenmarks der Wirbelthiere entspringen aus diesem jederseits in zwei Längsreihen als sogenannte vordere und hintere Wurzeln. In letztere ist regelmässig ein Ganglion eingeschaltet. Die vordern Wurzeln enthalten nur motorische, die hintern nur sensible Fasern. Unmittelbar hinter dem Ganglion legen sich die Wurzeln aneinander und bilden einen gemischten Nerven, in welchem beide Arten von Fasern nicht mehr voneinander zu trennen sind.

einer Verästelung, dem sogenannten Endbäumchen endet. Ein Beispiel davon haben wir schon in der Endausbreitung der motorischen Nervenfaser im Muskel kennen gelernt (s. S. 244). Man nennt diesen Fortsatz Neurit oder Nervenfaserfortsatz der Zelle. Die andern Fortsätze zeigen das gleiche Aussehen wie das Protoplasma der Zelle, verzweigen sich vielfach und bilden schliesslich ein Gewirre von feinsten Fasern. Man nennt sie deshalb Dendriten* oder Protoplasmafortsätze.

Der Neurit ist ein echter Achsencylinder und zeigt wie dieser häufig eine feine Längsstreifung, als wenn er aus einer grossen Zahl feinster Fibrillen bestände. Zuweilen kann man diese Streifung, wie es Fig. 84 zeigt, bis an den Kern der Zelle hin verfolgen.

Aus alledem geht hervor, dass man das Nervensystem als aus einzelnen Stücken bestehend betrachten kann, deren jedes aus einer Zelle mit ihren Dendriten und dem aus der Zelle hervorgehenden Neuriten besteht. Bei den höhern Thieren reihen sich die Stücke, welche man als Neuronen bezeichnet, kettenförmig derart aneinander, dass jeder Neurit mit seinem Endbäumchen entweder an die Dendriten der Zelle eines neuen Neurons oder an das Endbäumchen eines andern Neuriten nahe herantritt. Man ist bisher nicht im Stande gewesen, eine unmittelbare Verbindung zwischen diesen Enden verschiedener Neuronen nachzuweisen, sei es, dass diese Verbindungen zu fein sind, um mit den uns zu Gebote stehenden Vergrösserungen und den zur Untersuchung verwendeten Färbemitteln sichtbar zu werden, sei es, dass wirklich keine Verschmelzung zwischen ihnen stattfindet. Aus den physiologischen Thatsachen geht aber hervor, dass die Erregung von einem Neuron auf ein folgendes überzugehen vermag, wenn auch in etwas anderer Weise, als dies bei der Fortpflanzung der Erregung innerhalb

---

* Von Dendron (griech.), Baum.

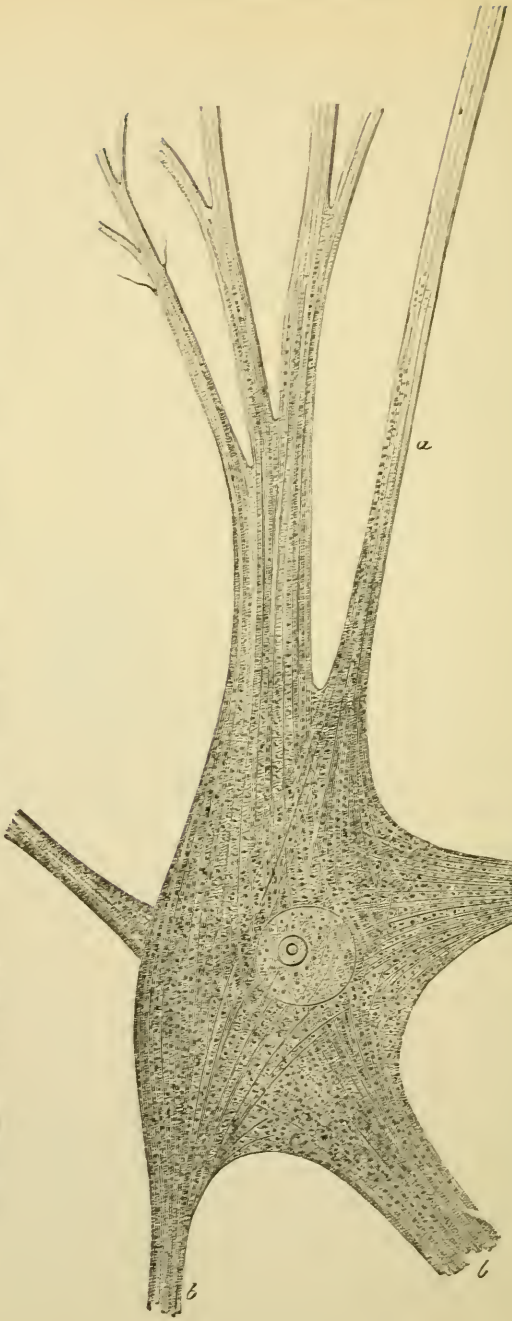


Fig. 84. Nervenzelle vom vordern Horn der grauen Substanz aus dem Rückenmark eines Kalbes. *a* der Neurit oder Achsencylinderfortsatz; — *b* abgerissene Fortsätze. 800fach vergrössert. (M. Schultze.)

eines und desselben Neuriten geschieht, welche wir bisher allein untersucht haben.

4. Bei manchen niedern Thieren gelingt es, die Nervenzellen so abzutragen, dass die von ihnen ausgehenden Fasern unbeschädigt und ihre Functionen, wenigstens noch einige Tage, erhalten bleiben. Im Centralnervensystem der Wirbelthiere aber bilden Zellen, Nervenfasern und deren Verästelungen ein unentwirrbares Gemenge, in dem man durch mikroskopische Untersuchung nur schwierig den Verlauf und das Verhältniss der einzelnen Elemente zueinander festzustellen vermag. Noch ungünstiger sind die Bedingungen für den physiologischen Versuch. Trotzdem sind wir darauf angewiesen, uns hauptsächlich an diese höhern Thiere oder an die Erfahrungen an Menschen bei örtlichen Erkrankungen des Centralnervensystems zu halten, um über wesentliche Erscheinungen, welche vom Centralnervensystem ausgehen, etwas zu ermitteln.

Da wir die einzelnen Bestandtheile des Centralnervensystems nicht isoliren können, wol aber anzunehmen berechtigt sind, dass die in ihm vorkommenden Fasern dieselben Eigenschaften haben wie die Nervenfasern des peripherischen Systems, so versuchen wir festzustellen, durch welche Eigenschaften sich die Centralorgane von den peripherischen Nervenfasern unterscheiden. Wir nehmen an, dass diese Unterschiede durch das Vorhandensein der andersartigen Formelemente bedingt seien. Das können entweder die Nervenzellen sein, oder die Auflösungen der Nervenfasern in feinste Fibrillen, welche man besonders bei niedern Thieren in neuerer Zeit genauer untersucht und unter dem Namen Neuropil* beschrieben hat. Wenn daher in den folgenden Auseinandersetzungen von den Eigenschaften der Nervenzellen etwas ausgesagt wird, so soll das nur mit dem Vorbehalt gelten, dass vielleicht die eine oder andere Eigenschaft auch ohne Mit-

* Von Pilum (lat.), Haar.

wirkung der Zellen durch das Neuropil allein vermittelt sein kann.

Von den auf diese Weise festgestellten Eigenschaften der Nervenzellen kommt eine ihr ganz unbestritten zu, das ist ihr trophischer Einfluss auf die von ihr entspringende Nervenfaser. Wo irgendeine Faser von ihrer Zelle getrennt wird, da degenerirt sie und geht zu Grunde. Wird eine Faser in einiger Entfernung von der Zelle durchschnitten, so degenerirt immer nur das Ende, welches von ihr abgetrennt ist, während das andere, noch mit der Zelle zusammenhängende Ende normal bleibt. Durchschneidet man einen gemischten Rückenmarksnerven, so degeneriren deshalb im peripherischen Ende sämmtliche Fasern. Durchschneidet man aber die Wurzeln vor ihrer Vereinigung*, so degenerirt von den motorischen Fasern der vordern Wurzel das periphere Ende, weil die Zellen dieser Fasern im Rückenmark liegen, von den sensiblen Fasern der hintern Wurzel aber das centrale Ende, weil die Zellen dieser Fasern im Ganglion der hintern Wurzel liegen.

Von den Nervenfasern wissen wir, dass sie reizbar sind, dass sie die in ihnen entstandene Erregung fortleiten und schliesslich auf das Endorgan übertragen können. Die Erregung kann in einer Nervenfaser niemals von selbst entstehen, sondern immer nur infolge eines von aussen einwirkenden Reizes, und kann von einer Nervenfaser niemals auf eine andere übergehen, sondern bleibt stets in der erregten Faser isolirt.

Wo aber Nervenzellen vorhanden sind, da gelten diese Gesetze nicht. Solange eine Nervenfaser von Gehirn und Rückenmark oder einem der peripherisch gelegenen Nervenzellenhaufen unversehrt zu ihrem Endorgan verläuft, sehen wir ohne nachweisbare äussere Veranlassung Erregungen entstehen und durch Vermittelung der Nerven auf Muskeln oder Drüsen wirken. Wo ferner die Neuronen verschiedener Nervenfasern zusammenstossen, sehen wir, dass

* Vgl. die Anmerkung auf S. 264.

Erregungen, welche durch eine Nervenfaser zugeführt werden, auf andere Nervenfasern übertragen werden können. Drittens sehen wir, dass Erregungen, welche durch Nervenfasern dem Centralorgan zugeführt werden, dort einen Vorgang von besonderer Art hervorrufen, den wir Empfindung und Bewusstsein nennen. Viertens endlich kommt da, wo Nervenzellen vorhanden sind, noch die eigenthümliche Erscheinung vor, dass zugeleitete Erregungen entweder in ihrer Stärke oder in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge verändert, oder dass schon vorhandene Erregungen gänzlich unterdrückt werden können. Wir schreiben deshalb den Nervenzellen folgende vier Eigenschaften zu, welche den Nervenfasern selbst durchaus fehlen:

1) In ihnen kann die Erregung selbständig entstehen, d. h. ohne nachweisbaren äussern Reiz.
2) Sie können die Uebertragung der Erregung von einer Faser auf eine andere vermitteln.
3) Sie können eine ihnen zugeleitete Erregung aufnehmen und in bewusste Empfindung umsetzen.
4) Sie vermögen die Stärke und die zeitliche Aufeinanderfolge von Erregungen zu verändern (Modification der Erregung) oder schon vorhandene Erregungen zu unterdrücken (Hemmung).

Das eben Gesagte ist jedoch keineswegs so zu verstehen, dass alle Nervenzellen alle diese Fähigkeiten zugleich haben. Vielmehr scheint es, dass jede Nervenzelle nur eine oder nur einige von diesen Functionen versieht, ja, dass noch feinere Unterschiede zwischen ihnen vorkommen. So müssen z. B. diejenigen Nervenzellen, welche die Empfindung vermitteln, unter sich verschieden sein, da die Empfindungen selbst noch Unterschiede aufweisen, je nachdem sie auf verschiedene Nervenzellen einwirken. Bewusste Empfindungen

kommen bei den höhern Thieren nur im Gehirn zu Stande. Wenn die verschiedenen Theile des Gehirns einzeln entfernt werden oder erkranken, dann fehlen einzelne Arten von Empfindungen, während andere ungestört bleiben. Wenn das ganze Gehirn entfernt wird, so genügen die Nervenzellen des Rückenmarks allein, um die Erscheinungen der Uebertragung der Erregung von einer Nervenfaser auf die andere in ausgedehntester Weise zu vermitteln. Wiederum gibt es bestimmte Hirngebiete, welche allein im Stande sind, in sich selbständige Erregungen zu erzeugen, und gewisse Anhäufungen von Nervenzellen, welche ausserhalb der eigentlichen nervösen Centralorgane liegen, haben dieselbe Fähigkeit. Bei den mannichfaltigen Formen, welche die Nervenzellen zeigen, kommt es vor, dass die Zellen gewisser Regionen, an denen nur bestimmte Fähigkeiten nachweisbar sind, in ihren Formen untereinander übereinstimmen und von denen anderer Gegenden, denen andere Fähigkeiten zukommen, abweichen. Doch ist es bisher nicht gelungen, so charakteristische Unterschiede der Formen und so bestimmte Beziehungen zwischen Form und Function der Nervenzellen aufzufinden, dass man aus der Form einer Zelle auf ihre Function einen bindenden Schluss ziehen könnte. Wir sind vielmehr darauf angewiesen, durch Experimente am Thier und Erfahrungen am Krankenbett Schritt für Schritt zu ermitteln, welche Functionen den Zellen eines bestimmten Gebietes zukommen. Bei dem verwickelten, durchaus noch nicht vollständig erforschten Bau der nervösen Centralorgane kann es nicht wundernehmen, dass diese Aufgabe noch durchaus nicht vollständig gelöst ist. Da wir in diesem Werke nicht von der Physiologie der einzelnen Theile des Nervensystems handeln wollen, sondern uns nur mit den allgemeinen Eigenschaften der Elemente, aus denen das Nervensystem zusammengesetzt ist, zu beschäftigen haben, so können wir auf Einzelheiten nicht eingehen, sondern es kommt uns nur darauf an, festzustellen, welcher Leistungen die

Nervenzellen überhaupt fähig sind, und die Thatsache gebührend hervorzuheben, dass jede einzelne Nervenzelle wahrscheinlich immer nur für eine, oder einige dieser Leistungen befähigt ist.

5. Die selbständige Entstehung von Erregungen tritt entweder willkürlich oder unwillkürlich auf. Die Bewegungen, welche wir willkürliche nennen, sind von einem Vorgang in unserm Bewusstsein begleitet, welcher in uns die Vorstellung hervorruft, dass wir die Erregung durch eine innere Ursache, die wir Willen nennen, veranlasst haben. Diese Fähigkeit scheint nur bestimmten Zellen unsers Grosshirns zuzukommen. Wir können nicht alle Muskeln willkürlich zusammenziehen; manche Muskeln, besonders die glatten, folgen unserm Willen nicht, sondern contrahiren sich nur auf Veranlassungen hin, welche nicht mit jenem Bewusstseinsvorgang, den wir Wille nennen, verbunden sind. Zuweilen ist die mangelnde Fähigkeit zur willkürlichen Zusammenziehung gewisser Muskeln nur einem Mangel an Uebung zuzuschreiben, wie wir daraus sehen, dass manche Menschen ihre Kopfhaut oder die Ohrmuschel willkürlich zu bewegen im Stande sind, was den meisten Menschen gar nicht oder doch nur in sehr beschränktem Grade gelingt. Ebenso ist es Sache der Uebung, wie weit der Wille eine beschränkte Contraction einzelner Muskeln oder Theile eines Muskels bewirken kann.* Anfängern im Klavierspiel fällt es schwer, einzelne Finger unabhängig von andern zu bewegen, was sie durch Uebung bald erlernen. Wenn bei einer von uns beabsichtigten Muskelcontraction eine andere, unbeabsichtigte, gleichzeitig miterfolgt, so nennen

* Der „Wille" bezieht sich immer nur auf die äussere Wirkung, welche durch die Muskelcontraction hervorgebracht wird, Ausstreckung des Arms, Ergreifen eines Gegenstandes u. dgl. Welche Muskeln und in welcher Reihenfolge dabei contrahirt werden, bleibt ja den allermeisten Menschen vollkommen unbekannt.

wir das eine Mitbewegung. Solche Mitbewegungen treten zuweilen krankhaft auf. Stotterer z. B. zucken, wenn sie sprechen wollen, mit den Gesichtsmuskeln oder gar mit den Armen. Es soll auch beobachtet worden sein, dass bei Lähmungen nach Hirnblutungen die willkürlich nicht möglichen Bewegungen der gelähmten Glieder als Mitbewegungen unwillkürlich auftraten. Andere Mitbewegungen sind aber in der Organisation unsers Nervensystems bedingt; so tritt z. B. bei der Richtung der Augen nach innen zugleich eine Verengerung der Pupillen und eine Zusammenziehung der Accommodationsmuskeln auf, durch welche die Augen für das Sehen in der Nähe befähigt werden. Man hat die Mitbewegungen als einen Fall der Uebertragung der Erregung von einer Nervenfaser auf eine andere betrachten wollen: wie mir jedoch scheint, mit Unrecht. Denn es ist durch nichts bewiesen, dass die Erregung zuerst in einer Faser entstanden ist, und dann erst auf andere Fasern überging, sondern es ist einfacher anzunehmen, dass die Nervenfasern, von denen die betreffenden Muskeln versorgt werden, gleichzeitig von ihren Centren aus die Erregungen zugeleitet erhalten.

Auf die Frage, wie die willkürliche Erregung der Nervenzellen zu Stande kommt, muss die Physiologie die Antwort schuldig bleiben. Ob es überhaupt eine rein willkürliche Erregung gibt in dem Sinne, dass ohne alle Anregung von aussen das Gehirn die Erregung erzeugt, muss unentschieden bleiben. Sicher ist, dass in vielen Fällen eine Handlung als eine willkürliche erscheint, welche sich bei genauerer Zergliederung des Vorgangs als die Folge äusserer Einwirkungen herausstellt. Aber der physiologische Vorgang, durch welchen (mit oder ohne jene äussern Einwirkungen) in den Nervenzellen die Erregung entsteht, welche dann durch die Nervenfasern zu den Muskeln geleitet wird, ist uns bislang vollkommen dunkel. Wenn man sagt, dass es ein chemischer Process oder eine Molekularbewegung der materiellen Theilchen der Nervenzelle sei, so ist damit

nichts erklärt, sondern nur die Ueberzeugung ausgedrückt, dass es kein übernatürliches Phänomen, sondern ein materieller, in den Nervenzellen ablaufender Process sei, analog dem Erregungsvorgang in den peripherischen Nerven. Ueber das Wesen der Vorgänge, welche wir Bewusstsein nennen, vermag der Physiologe überhaupt nichts auszusagen. Er muss die Erörterung dem Philosophen überlassen.*

Unwillkürliche Bewegungen treten theils in unregelmässiger Weise als Zuckungen, Krämpfe, theils in regelmässiger Weise auf, wie die Athembewegungen, Herzbewegungen, Zusammenziehungen der Gefässmuskulatur, der Darmmuskeln u. dgl. Letztere, welche während des ganzen Lebens mehr oder weniger gleichmässig stattfinden und grösstentheils für das normale Bestehen der Lebenserscheinungen von einschneidender Wichtigkeit sind, wurden natürlich vorzugsweise eingehender Untersuchung unterworfen. Man bezeichnet sie als automatische Bewegungen, d. h. also als solche, welche scheinbar ohne alle Veranlassung ganz von selbst stattfinden. Nichtsdestoweniger ist es gerade hier gelungen, die Bedingungen, von denen die Erregung der betreffenden Nervenzellen abhängt, bis zu einem gewissen Grade sicher festzustellen.

Man kann die automatischen Bewegungen eintheilen in rhythmische, bei welchen Zusammenziehung und Erschlaffung der betreffenden Muskeln in regelmässiger Weise abwechseln (Athembewegungen, Herzbewegungen), in tonische, bei denen die Zusammenziehungen mehr gleich-

---

* E. du Bois-Reymond hat diese Frage in seiner Rede auf der Naturforscherversammlung in Leipzig weiter erörtert: Ueber die Grenzen des Naturerkennens (Leipzig 1872). Einige neuere Naturphilosophen scheinen die Schwierigkeit damit umgehen zu wollen, dass sie in Anlehnung an ältere philosophische Theorien allen Molekeln Willen, Empfindung und Bewusstsein zuschreiben; doch scheint mir damit nichts gewonnen zu sein.

mässig anhalten, wenn auch in der Stärke der Zusammenziehung Schwankungen vorkommen (Zusammenziehung der Gefässmuskeln, der Regenbogenhaut des Auges) und in unregelmässige (peristaltische Bewegung der Därme). Unsere Kenntniss der automatischen Bewegungen knüpft hauptsächlich an die Athembewegungen an, aber die dort gewonnenen Anschauungen lassen sich auf die übrigen anwenden. Es wird daher genügen, die Athembewegungen hier zu besprechen.

Unmittelbar nach der Geburt beginnt der erste Athemzug, und diese Bewegungen dauern während des ganzen Lebens fort. Bei den höhern Thieren (Säugern und Vögeln) sind sie zur Unterhaltung des Lebens unbedingt erforderlich, denn ohne sie wird dem Blute nicht genug Sauerstoff zugeführt, um alle Lebensprocesse zu unterhalten. Wenn aus irgendeinem Grunde das Organ, von welchem die Erregung der Athemmuskeln ausgeht, nicht hinreichend ernährt wird oder sonst in seinem Bestand leidet, so hören die Athembewegungen auf, und das Leben ist bedroht. Dieses Organ ist an einer beschränkten Stelle im verlängerten Mark, am Boden der sogenannten Rautengrube gelegen, aus einem Haufen von Nervenzellen gebildet. In diesem entstehen die Erregungen und werden durch die Nerven den Athemmuskeln zugeführt. Wir nennen es das Athemcentrum, auch wol Lebensknoten (*nœud vital* der Franzosen), wegen seiner Wichtigkeit für das Leben. Jene Stelle ist es, welche der Matador im Stiergefecht mit geschicktem Degen treffen muss, um das wüthend gemachte Thier sofort zu tödten. Wird dieselbe durch eine Verrenkung zwischen dem ersten und zweiten Halswirbel zerquetscht, so hat dies augenblicklichen Tod zur Folge. Was veranlasst nun die Nervenzellen dieses Athemcentrums zu ihrer unablässigen Thätigkeit? Es ist nachgewiesen worden, dass die Ursache in der Beschaffenheit des Blutes liegt. Wenn das Blut ganz vollständig mit Sauerstoff gesättigt ist,

dann stellt das Athemcentrum seine Thätigkeit ein.* Wenn das Blut sauerstoffärmer wird, werden die Athembewegungen stärker.

Weit entfernt also, ganz von selbst und ohne äussern Anlass thätig sein zu müssen, werden die Nervenzellen des Athemcentrums durch einen nachweisbaren Einfluss zu ihrer Thätigkeit veranlasst. Sie sind nur viel empfindlicher wie die Nervenfasern, sodass sie schon durch kleine Aenderungen im Gasgehalt des sie umspülenden Blutes beeinflusst werden. Aehnlich verhalten sich auch andere automatische Nervenzellen. Nur kommen zwischen ihnen Unterschiede in der Empfindlichkeit vor, sodass einige schon bei dem durchschnittlichen Sauerstoffgehalt des Blutes erregt werden, andere erst bei geringeren Graden, wie sie im Leben nur zuweilen vorkommen.

Es würde zu weit führen, die hier kurz vorgetragene Lehre auch für die andern automatischen Bewegungsvorgänge im einzelnen durchzuführen. Es möge die Bemerkung genügen, dass eine ähnliche Vorstellung von dem Zustandekommen der Darm- und Herzbewegungen nahe liegt, dass aber ein experimenteller Beweis für ihre Richtigkeit bisher nicht geliefert werden konnte. Beim Herzen und bei dem Darm liegen die Nervenzellen, von denen die automatische Wirkung ausgeht, innerhalb der betreffenden Organe selbst. Deshalb können diese Organe

* Man kann jederzeit leicht an sich selbst einen Versuch anstellen, welcher dies beweist. Man achte eine Zeit lang auf seine Athembewegungen und merke sich ihre Tiefe und Häufigkeit. Dann athme man acht bis zehn mal hintereinander recht tief und langsam ein und aus. Man bringt dadurch sehr viel mehr Luft in die Lungen, als bei gewöhnlicher Athmung, und das Blut kann sich deshalb mit Sauerstoff sättigen. Wenn man aufhört, willkürlich zu athmen, so wird man finden, dass 20 Secunden und mehr verfliessen, ehe wieder ein Athemzug kommt, so lange nämlich, als der in Vorrath eingenommene Sauerstoff vorhält. Dann erst beginnen die Athemzüge, erst ganz schwach, dann immer stärker werdend, bis die frühere regelmässige Athmung wiederhergestellt ist.

noch Bewegungen zeigen, wenn Gehirn und Rückenmark zerstört oder die Organe aus dem Körper ausgeschnitten sind.*

6. Die durch Nervenzellen vermittelte Uebertragung einer Erregung von einer Nervenfaser auf eine andere tritt am klarsten hervor bei den sogenannten Reflexen. Unter Reflex versteht man den Uebergang einer Erregung, welche durch eine sensible Faser den Nervenzellen zugeleitet worden ist, auf eine centrifugale Faser, durch welche sie wieder aus dem Centrum zurückgeleitet (gleichsam an demselben wie ein Lichtstrahl an einem Spiegel reflectirt) wird und an einer andern Stelle zur Erscheinung kommt. Der Reflex kann entweder auf motorische Fasern erfolgen, dann spricht man von einer Reflexbewegung, oder auf secretorische oder Hemmungsfasern. Der erstere Fall ist der häufigere und bekanntere. Als Beispiel einer solchen Reflexbewegung führe ich an den Schluss der Augenlider bei Reizung der Gefühlsnerven des Auges, das Niesen bei Reizung der Nasenschleimhaut, das Husten bei Reizung der Schleimhaut der Athmungsorgane. Ueberall, wo die Endbäumchen sensibler Fasern mit den Ursprungszellen motorischer Nerven zusammenhängen, können Reflexbewegungen zu Stande kommen. Sehr schön kann man sie an geköpften kaltblütigen Wirbelthieren, z. B. Fröschen, beobachten. Kneipt man bei einem solchen eine Zehe, so wird das Bein angezogen. Die Reflexbewegungen werden hier durch die Nervenzellen des Rückenmarks vermittelt: die Entfernung des Gehirns wirkt begünstigend, abgesehen davon, dass die Einmischung willkürlicher Bewegungen ausgeschlossen wird.**

* Von manchen Physiologen wird angenommen, dass die Nervenzellen an dem Zustandekommen der Herzbewegungen nicht betheiligt seien. Ich kann jedoch auf die Erörterungen dieser Frage hier nicht eingehen.

** S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 12.

Dass die Nervenzellen bei diesem Vorgang eine Rolle spielen, müssen wir (bei den Wirbelthieren) daraus schliessen, dass die motorischen Fasern stets von Zellen ausgehen. Dass es sich also nicht einfach um einen unmittelbaren Uebergang der Erregung von einer sensiblen Nervenfaser auf eine daneben liegende motorische Nervenfaser handelt, ist unzweifelhaft. Bei den Ganglien niederer Thiere aber besteht ein Zusammenhang zwischen sensiblen und motorischen Nervenfasern durch feine Zerfaserungen beider Arten von Fasern, welche innerhalb der Ganglien, im sogenannten Neuropil in Verbindung treten, während die Zellen am äussern Umfang des Ganglions liegen. Hier kommen nach den Untersuchungen von Bethe an Krebsen Reflexe noch zu Stande, nachdem die Zellen selbst abgetrennt worden sind.

Es kommt auch vor, dass die Erregung von einer sensiblen Leitungsbahn auf eine andere sensible übergeht. Die sensiblen Neuronen enden im Rückenmark mit Endbäumchen, an welchen neue Neuronen die Leitungsbahn zu den Stellen des Gehirns, in welchen die bewusste Empfindung zu Stande kommt, fortsetzen. Ist die Erregung aber stark, so kann die Fortpflanzung nicht nur auf dieser Hauptbahn erfolgen, sondern auch auf andere Bahnen übergehen, da die Endbäumchen unter sich und mit den Dendriten der Zellen vielfach zusammenhängen. So kann es kommen, dass neben der Empfindung, welche der gereizten Nervenfaser entspricht, noch andere zum Bewusstsein kommen, welche scheinbar durch andere Nerven veranlasst sind. Man nennt diese Erscheinung Mitempfindung oder spricht auch von einer Ausstrahlung oder Irradiation des sensiblen Reizes, weil die Erregung von dem einen unmittelbar getroffenen Punkte aus sich in einem gewissen Bezirke auszubreiten scheint.

7. Diese Erscheinung wird noch klarer werden, wenn wir uns die Bedingungen zum Zustandekommen bewusster

Empfindungen überhaupt und der Vorstellungen, die sich an sie knüpfen, näher untersuchen. Damit solche bewusste Empfindungen entstehen, ist es bei den höhern Thieren und insbesondere beim Menschen unbedingt nothwendig, dass die Erregungen bis zum Grosshirn gelangen. Ob etwa bei niedern Wirbelthieren auch andere Theile des Gehirns oder das Rückenmark fähig seien, bewusste Empfindungen zu vermitteln, ist zweifelhaft, jedenfalls nicht bewiesen.* Wenn die Erregungen ins Gehirn gelangen, so entstehen nicht blos Gefühle, sondern auch Vorstellungen über die Art der Erregung, ihre Ursache und den Ort ihrer Einwirkung. Wenn die Aufmerksamkeit nach einer andern Richtung sehr in Anspruch genommen ist, oder im Schlaf kann es vorkommen, dass die Reizung nicht zu einer bewussten Empfindung führt. Sie kann dann eine Reflexbewegung hervorrufen. Die Entstehung bewusster Vorstellungen halten wir für eine Thätigkeit

* Der Streit über die sogenannte Rückenmarksseele, d. h. die Frage, ob auch in den Nervenzellen des Rückenmarks bewusste (mehr oder weniger klare) Vorstellungen zu Stande kommen, wurde eine Zeit lang sehr lebhaft geführt, ruht aber jetzt ganz. Meiner Ueberzeugung nach ist die Fragestellung eine unwissenschaftliche, weil die Frage mit den Hülfsmitteln der Untersuchung, die uns zu Gebote stehen, nicht zu lösen ist. Ueber unsere eigenen Empfindungen und Vorstellungen gibt uns unser Bewusstsein Aufschluss, über diejenigen anderer erhalten wir Aufklärung durch die Sprache. Wo diese fehlt, ist das Urtheil unsicher. Wir dürfen wohl annehmen, dass ein Hund Schmerz empfindet, wenn er bei Kneipen seines Schwanzes schreit und zu entfliehen sucht. Aber wie es schon schwierig ist, aus dem Benehmen eines Menschen auf seine Gefühle schliessen zu wollen, so ist es sicher noch viel schwieriger, die Bewegungen eines hirnlosen Thieres zu deuten. Es kann daher nicht wundernehmen, wenn zwei Beobachter aus denselben Thatsachen ganz verschiedene Folgerungen ziehen, der eine sie für einfache Reflexe erklärt, der andere der Meinung ist, dass ein solches Benehmen unter solchen Umständen nur durch bewusste Empfindungen und Vorstellungen zu erklären sei. Je niedriger die Entwickelungsstufe des Thieres ist, desto unsicherer ist die Deutung.

von Nervenzellen der grauen Hirnrinde, auf Grund von Erfahrungen bei Erkrankungen der Hirnrinde, bei denen die Bewusstseinsvorgänge fehlen.

Die durch verschiedene Nerven zugeleiteten Erregungen wirken nicht in gleicher Weise auf unser Gehirn. Die von den einzelnen Sinnesorganen zum Gehirn gelangenden Nerven erwecken Vorstellungen von verschiedenen Sinnesempfindungen und innerhalb eines und desselben Sinnes können auch noch Unterarten, wie die Farben im Bereich der Lichtempfindungen, die verschiedenen Tonhöhen im Bereich der Schallempfindungen u. s. w. unterschieden werden. Da die Nervenfasern, welche die verschiedenen Empfindungen vermitteln, sich nicht voneinander unterscheiden, so vermuthen wir, dass der Grund der verschiedenen Empfindungen in den Nervenzellen gelegen sei. Wie wir angenommen haben, dass motorische Nervenzellen sich von empfindenden unterscheiden, so nehmen wir noch weiter an, dass unter den empfindenden Nervenzellen einzelne sind, deren Erregung immer die Vorstellung von Licht, andere wieder, deren Erregung immer nur die Vorstellung von Schall, wieder andere, deren Erregung immer nur die Vorstellung eines Geschmacks hervorruft u. s. f.* Mit dieser Annahme ist es auch im Einklang, dass es auf die äussere Ursache, welche eine Erregung irgendeiner Nervenfaser bewirkt, ganz und gar nicht ankommt, sondern dass jede Erregung einer bestimmten Nervenfaser immer eine bestimmte Empfindung zur Folge hat. So können wir den Sehnerven mechanisch oder elektrisch reizen und erhalten dadurch eine Lichtempfindung, mechanische oder elektrische Reizung des Hörnerven bewirkt Hörempfindungen, elektrische Reizung der Geschmacksnerven bewirkt Geschmacksempfindungen.

* Das wird auch durch die Erfahrungen der Hirnphysiologie und Pathologie bestätigt, aus denen hervorgeht, dass die Nervenzellen, durch deren Erregung die verschiedenen Arten von Empfindungen zu Stande kommen, an verschiedenen Stellen der Grosshirnrinde gelegen sind.

Es kommt auch vor, dass die erregende Ursache im Gehirn selbst ihren Sitz hat und die Nervenzellen unmittelbar erregt; die Empfindungen, welche dadurch hervorgerufen werden, sind von denen nicht zu unterscheiden, welche durch Vermittelung der Nerven zu Stande kommen. So entstehen die subjectiven Empfindungen, Hallucinationen u. dgl.

Wo auch immer die Erregung stattfinden möge, in den Nervenzellen selbst oder irgendwo im Verlauf der zu den Zellen hinführenden Nerven, das Bewusstsein bezieht die Empfindung immer auf eine ausserhalb vorhandene Erregungsursache. Wird der Sehnerv gedrückt, so glaubt man einen Lichtschein ausserhalb des Körpers zu sehen, wird ein Gefühlsnerv irgendwo in seinem Verlauf gereizt (z. B. der Ellbogennerv in der Knochenfurche am Ellbogenbein), so fühlt man etwas in den Ausbreitungen des Nerven in der Haut (in unserm Beispiel an den beiden letzten Fingern und am äussern Rande des Handtellers). In unserer Vorstellung wird also jede zum Bewusstsein kommende Empfindung immer nach aussen projicirt, nämlich dahin, wo in der Regel die Ursache der Erregung zu sein pflegt. Dieses sogenannte Gesetz der excentrischen Empfindungen findet eine ungezwungene Erklärung in der Annahme, dass die Vorstellung von dem Ort der einwirkenden Ursache eine durch die Erfahrung erworbene sei. Man sieht leicht ein, dass dies eine nothwendige Folge der von uns angenommenen Eigenschaften der Nervenzellen ist. Wenn eine bestimmte Nervenzelle erregt wird, muss immer dieselbe Empfindung und dieselbe Vorstellung entstehen. Ebenso wenig wie es einen Unterschied für einen Muskel macht, ob die ihm durch einen motorischen Nerven zugeleitete Erregung von einer höhern oder tiefern Stelle des Nerven herkommt, und ob der Nerv mechanisch, elektrisch oder durch den Willen erregt worden ist, ebenso wenig kann der Vorgang in der Nervenzelle abhängen von dem Ort und der Art der Erregung. Wenn

die Umstände, unter denen die Erregung zu Stande kam, von den gewöhnlichen abweichen, so entsteht daher eine sogenannte Sinnestäuschung, d. h. ein falsches Urtheil auf Grund einer an sich ganz klaren und richtigen Empfindung.

8. Die letzte der von uns den Nervenzellen zugeschriebenen Fähigkeiten, die Modification der Erregung, insbesondere die Hemmung einer Bewegung, sind in ihrem Wesen noch sehr dunkel. Wir kennen die Thatsache der Hemmung bisher hauptsächlich bei den automatischen Bewegungen, doch kommt auch eine Hemmung von Reflexen vor, wie schon daraus gefolgert werden kann, dass durch Nerventhätigkeit, besonders vom Gehirn aus, das Entstehen von Reflexen erschwert wird. Wie von den automatischen Bewegungen die Athembewegungen die am besten bekannten sind, so knüpfen auch die gangbaren Vorstellungen über die Hemmungsnerven an sie an. Man kann die Athembewegungen aufheben oder hemmen, trotz des Vorhandenseins aller sonstigen Bedingungen, wenn man gewisse Nervenfasern reizt, welche von der Schleimhaut der Luftwege zu diesem Athemcentrum hinziehen. Bei den zum Herzen gehenden Hemmungsnerven ist es unsicher, ob sie zu den Muskeln des Herzens oder zu den im Herzen gelegenen Nervenzellen gehen, ein Zweifel, welcher bei den Hemmungsnerven der Athmung wegen der anatomischen Anordnung fortfällt. Man hätte von den Hemmungsfasern des Herzens annehmen können, dass sie auf irgendeine Weise die Muskeln unfähig machen, sich zu contrahiren: bei den Hemmungsnerven für die Athmung kann man solche Annahme sofort von der Hand weisen, da sie mit den Athemmuskeln in gar keine Berührung kommen. Es bleibt also nur die Erklärung übrig, dass die Hemmungsnerven auf die Nervenzellen wirken, in denen die Erregung entsteht, sei es, dass sie die Erregung überhaupt nicht zu Stande kommen lassen, oder dass sie verhindern,

dass die Erregung von den Nervenzellen, in welchen sie entsteht, zu den betreffenden motorischen Nervenfasern gelangt. Aus mancherlei Gründen ist dieser letzten Vorstellung der Vorzug zu geben.

Wir kennen Hemmungsnerven fast für alle automatischen Apparate und für alle passt die eben angedeutete Erklärung. Dieselbe kann auch ohne weiteres auf die Hemmung von Reflexen übertragen werden. Unsere Kenntniss der hierher gehörigen Thatsachen ist aber bisher noch keineswegs vollständig und ein abschliessendes Urtheil über den Gegenstand deshalb zur Zeit noch unmöglich.

Dass auch die entgegengesetzte Einwirkung, nämlich eine Erleichterung des Ueberganges der Erregung von den Nervenzellen, in denen sie entsteht, zu den peripherischen Nervenbahnen, vorzukommen scheint, sei kurz erwähnt.

Werden Nerven gereizt, deren Fasern nur durch Vermittelung von Nervenzellen auf die Muskeln einwirken können, so beobachtet man nicht selten bei vollkommen gleichmässiger Reizung, dass statt einer gleichmässigen tetanischen Zusammenziehung der betreffenden Muskeln eine rhythmische oder auch eine unregelmässige Bewegung entsteht. Umgekehrt kann es vorkommen, dass einzelne Reize, welche in solcher Zeitfolge nacheinander einwirken, dass sie bei motorischen Nerven einzelne, getrennte Zuckungen hervorrufen, beim Durchgang durch zellenhaltige Organe so modificirt werden, dass sie einander verstärken, dass eine stetige Zusammenziehung oder rhythmische Bewegungen von ganz andern Zeitverhältnissen als die der Reizung die Folge sind.

9. Aus diesen Erörterungen geht hervor, dass es gerechtfertigt ist, alle Nervenfasern für gleichartig zu halten und dass die verschiedenen Arten ihrer Wirkung auf ihre Verbindung mit verschiedenartigen Nervenzellen zurückgeführt werden können. Dieser Auffassung scheint es

zu widersprechen, dass die verschiedenen Sinnesnerven durch ganz verschiedene Einflüsse erregt werden und zwar jeder von ihnen nur durch ganz bestimmte, der Sehnerv durch Licht, der Hörnerv nur durch Schall u. s. w. Untersuchen wir aber die Sache genauer, so zeigt sich, dass der Sehnerv durch Licht gar nicht erregt werden kann. Selbst das stärkste Sonnenlicht wirkt nicht auf ihn. Gegen Licht empfindlich ist nicht der Nerv, sondern ein besonderer Aufnahmeapparat in der Netzhaut des Auges, mit welchem der Sehnerv in Verbindung steht. Und ganz das Gleiche gilt von allen andern Sinnesnerven, jeder ist an seinem peripheren Ende mit einem besondern Aufnahmeapparat versehen, welcher durch bestimmte Einwirkungen erregt werden kann und die Erregung dann auf den Nerven überträgt. Von dem Bau dieser Endapparate hängt es ab, welche Einwirkungen auf sie erregend wirken oder nicht. Einmal in den Nerven eingetreten ist die Erregung immer ein und dieselbe. Dass sie dann verschiedene Empfindungen in uns hervorruft, hängt also von den Eigenschaften der Nervenzellen ab, in denen die Nervenfasern enden. Wenn wir uns vorstellen, dass der Hörnerv und der Sehnerv eines Menschen durchschnitten und das peripherische Ende des Hörnerven mit dem centralen Ende des Sehnerven, und umgekehrt das periphere Ende des Sehnerven mit dem centralen Ende des Hörnerven verheilt wären, so würden die Klänge eines Orchesters in uns die Empfindung von Licht und Farben und der Anblick eines farbenreichen Bildes in uns die Empfindung von Schalleindrücken hervorrufen. Die Empfindungen, welche wir durch äussere Eindrücke erhalten, sind also nicht abhängig von der Natur dieser Eindrücke, sondern von der Natur unserer Nervenzellen. Wir empfinden nicht, was auf unsern Körper einwirkt, sondern nur, was in unserm Gehirn vorgeht.

Dieser Auffassung könnte man den Einwand entgegenstellen, dass unsere Empfindungen und die äussern Vor-

gänge, durch welche sie hervorgerufen werden, untereinander übereinstimmen, dass das Licht Lichtempfindungen, der Schall Schallempfindungen hervorruft und so fort. Aber diese Uebereinstimmung ist gar nicht vorhanden. Der Schein einer solchen wird nur durch den Gebrauch derselben Bezeichnung für zwei Vorgänge, die gar nichts Gemeinsames haben, vorgetäuscht. Der Vorgang der Lichtempfindung hat mit dem physikalischen Vorgang der Aetherschwingungen, welche ihn hervorrufen, keine Aehnlichkeit. Das geht schon daraus hervor, dass dieselben Aetherschwingungen, wenn sie unsere Haut treffen, in uns eine ganz andere Empfindung hervorrufen, nämlich die der Wärme. Die Schwingungen einer Stimmgabel können unsere Hautnerven erregen und werden dann gefühlt, sie können unsere Hörnerven erregen und werden dann gehört, sie können unter Umständen auch gesehen werden. Die Schwingungen der Stimmgabel sind immer dieselben und haben mit keiner der Empfindungen, die sie hervorrufen können, etwas gemein. Wenn wir den physikalischen Vorgang der Aetherschwingungen einmal Licht nennen und ein andermal Wärme, so belehrt uns doch ein genaueres Studium der Physik, dass es derselbe Vorgang ist. Die gewöhnliche Eintheilung der physikalischen Vorgänge in Schall, Licht, Wärme u. s. w. ist eine irrationelle, indem sie für diese Vorgänge ein zufälliges Moment, nämlich die Art, wie sie auf den mit verschiedenen Empfindungen begabten Menschen wirken, hervorhebt, für andere Vorgänge aber, z. B. die magnetischen, elektrischen, ganz andere Eintheilungsmerkmale zu Grunde legt.* Die wissenschaftliche Erforschung der physikalischen Vorgänge einerseits und der physiologischen Vorgänge der Empfindungen

* Für diese Arten von physikalischen Vorgängen haben wir kein direct erregbares Aufnahmeorgan; dieselben werden uns erst auf Umwegen bekannt, indem sie sichtbare oder fühlbare Bewegungen veranlassen. Theoretisch lässt sich nach-

andererseits deckt den Irrthum auf, der um so tiefer wurzelt, als die Sprache für die verschiedenartigen Vorgänge dieselben Worte gebraucht und so die Unterscheidung erschwert hat.

Aber die Sprache ist nur der Ausdruck der menschlichen Auffassung von den Dingen, und die Auffassung von der innern Zusammengehörigkeit des Lichts und der Lichtempfindung, des Schalls und der Schallempfindung u. s. w. galt bis in die neueste Zeit hinein als eine unumstössliche Wahrheit. Goethe* hat derselben Ausdruck verliehen in den Versen:

Wär' nicht das Auge sonnenhaft,
Die Sonne könnt' es nie erblicken;
Läg' nicht in uns des Gottes eigne Kraft,
Wie könnt' uns Göttliches entzücken!

In ganz ähnlicher Weise spricht sich Plato in seinem Gespräch „Timaios" aus. Dagegen hatte Aristoteles schon ganz richtige Vorstellungen über die Sache. Aber erst seit den bahnbrechenden Untersuchungen von Johannes Müller sind diese Vorstellungen wissenschaftlich begründet und mit den Thatsachen in allen Einzelheiten in Uebereinstimmung gebracht, zur Grundlage unserer jetzigen Sinnesphysiologie und Psychologie geworden.

Da es durch den Bau des Aufnahmeapparats bedingt ist, dass auf jeden Sinnesnerv entweder nur eine oder doch vorzugsweise eine Art von äussern Vorgängen einwirken kann, so hat man diese den adäquaten Reiz für den Sinnesnerven genannt. Der Ausdruck ist oft fälschlich dahin verstanden worden, dass der Reiz eine

---

weisen, dass elektrische, magnetische und Lichterscheinungen auf den gleichen Vorgängen beruhen, auf Schwingungen des sogenannten Aethers. Unser Auge ist aber nur für einen Theil dieser Schwingungen, deren Schwingungszahlen nicht über und nicht unter einer gewissen Grenze liegen, empfindlich.

* Zahme Xenien (Cotta'sche Ausgabe in 30 Bänden), III, 70.

innere Verwandtschaft zu der durch ihn veranlassten Empfindung habe. Er ist aber unverfänglich, wenn wir damit nur den Begriff eines Reizes verbinden, welcher auf die Endorgane des betreffenden Nerven zu wirken vorzugsweise im Stande ist.

Dass jeder Sinnesnerv, wenn er erregt wird, in uns eine ganz bestimmte Art von Empfindung hervorruft, nannte Johannes Müller die specifische Energie dieses Nerven. Nach unserer Auffassung sollte man eher von specifischen Energien der Nervenzellen sprechen. Sie allein sind im Stande, uns verschiedene Arten von Empfindungen zu vermitteln. Wären alle empfindenden Nervenzellen einander gleich, so könnten zwar durch die Einwirkungen der Aussenwelt auf unsere Sinnesorgane Empfindungen in uns hervorgerufen werden, aber immer nur von ein und derselben Art. Höchstens in der Stärke dieser einen unbestimmten Empfindung könnten Unterschiede wahrgenommen werden. Es mag Thiere geben, die nur einer solchen einzigen unbestimmten Empfindung fähig sind, weil ihre Nervenzellen alle untereinander gleich sind, sich noch nicht differenzirt haben. Solche Thiere werden wol zu einer Vorstellung von der Aussenwelt im Gegensatz zu ihrem eigenen Körper, also zur Entwickelung eines Selbstbewusstseins gelangen können, nicht aber zu einer Erkenntniss der Vorgänge in der Aussenwelt. Zur Entwickelung dieser Erkenntniss wirkt bei uns in hohem Grade die Vergleichung der durch die verschiedenen Sinnesorgane vermittelten verschiedenen Eindrücke. Ein Körper stellt sich unserm Auge mit einer gewissen räumlichen Ausdehnung, Farbe u. s. w. dar. Durch Betasten können wir von der erstern gleichfalls Vorstellungen empfangen. Liegt er ausserhalb des Bereichs unserer Hände, so können wir durch Annäherung finden, wie die scheinbare Grösse des Körpers, so wie sie das Auge uns erscheinen lässt, mit der Annäherung zunimmt. Solche und viele tausend andere, seit frühester Jugend gemachte Erfahrungen haben uns allmählich dahin geführt, dass

wir aus einigen wenigen Empfindungen, durch Combination derselben mit den Erinnerungen an früher gehabte Empfindungen, Vorstellungen über die Beschaffenheit der Körper bilden. Es laufen dabei viele, unbewusst sich vollziehende Schlussfolgerungen mit unter, sodass, was wir als unmittelbar empfunden betrachten, eigentlich eine verwickelte Kette von Schlussfolgerungen ist. Wir glauben z. B. einen Menschen in einer bestimmten Entfernung zu sehen: eigentlich empfinden wir nur eine Anzahl von Erregungen, welche das Bild eines Menschen auf unserer Netzhaut in einer bestimmten Grösse verursacht. Wir kennen die durchschnittliche Grösse eines Menschen, wissen, dass die scheinbare Grösse mit der Entfernung abnimmt; ausserdem empfinden wir den Grad von Zusammenziehung unserer Augenmuskeln, welcher zur Richtung unserer Augenachsen auf den Gegenstand und zur Einrichtung unsers Auges für die betreffende Entfernung nothwendig ist. Aus alledem setzt sich ein Urtheil zusammen, welches wir fälschlich für eine unmittelbare Empfindung halten.

10. Wir haben schon früher (Kap. IV, §. 2 und Kap. VII, §. 3) die Methoden kennen gelernt, durch welche Helmholtz die zeitlichen Verhältnisse der Muskelzusammenziehung und der Fortpflanzung der Erregung in den motorischen Nerven gemessen hat. Nach denselben oder doch ganz ähnlichen Methoden haben Helmholtz und nach ihm andere die Fortpflanzung der Erregung in den sensiblen Nerven bestimmt und dafür einen Werth von etwa 30 m in der Secunde gefunden, also nahezu denselben Werth wie für die motorischen Nerven des Menschen. Man hat auch die Zeit gemessen, welche ein zum Gehirn geleiteter Reiz braucht, um zum Bewusstsein zu gelangen. Solche Bestimmungen haben neben ihrem theoretischen Werth auch noch ein praktisches Interesse für den beobachtenden Astronomen. Wenn dieser Sterndurchgänge durch den Meridian beobachtet, indem er den im Fern-

rohr gesehenen Durchgang mit den hörbaren Schlägen eines Secundenpendels vergleicht, so begeht er stets einen kleinen Fehler, welcher von den zum Bewusstwerden der beiden Sinneseindrücke nöthigen Zeiten herrührt. Bei zwei verschiedenen Beobachtern hat dieser Fehler nicht genau denselben Werth. Um die Beobachtungen verschiedener Astronomen untereinander vergleichbar zu machen, bedarf es daher der Kenntniss des Unterschiedes, der sogenannten persönlichen Gleichung zwischen beiden. Um aber die Beobachtungen jedes einzelnen auf richtige Zeit zurückzuführen, muss man den Fehler, den jeder allein macht, bestimmen.

Denken wir uns, ein Beobachter, der in vollkommener Finsterniss sitzt, sehe plötzlich einen Funken und gebe dann ein Zeichen. Durch einen geeigneten Apparat wird sowol die Zeit, wann der Funke wirklich erscheint, als auch das gegebene Zeichen aufgeschrieben. Der Unterschied zwischen beiden kann gemessen werden, wir nennen ihn die physiologische Zeit für den Gesichtssinn; ebenso können wir die physiologische Zeit für den Gehörsinn und für den Gefühlssinn bestimmen. So fand z. B. Professor Hirsch in Neuchâtel:

für den	Gesichtssinn	$0{,}1947$ — $0{,}2083$	Secunde,
,, ,,	Gehörsinn	$0{,}194$	,,
,, ,,	Gefühlssinn	$0{,}1733$	,,

War der Eindruck, welcher angezeigt werden sollte, kein unerwarteter, sondern konnte er vorausgesehen werden, so fiel die physiologische Zeit viel kürzer aus, nämlich für den Gesichtssinn nur $0{,}07$ bis $0{,}11$ Secunde. Daraus folgt also, dass bei Ereignissen, deren Eintreffen wir voraussehen können, das Gehirn viel schneller mit seiner Arbeit fertig wird.

Noch interessanter sind die Versuche von Donders. Eine Person erhielt den Auftrag, bald mit der rechten, bald mit der linken Hand ein Zeichen zu geben, je nach-

dem ein auf ihre Haut angebrachter leichter Reiz an diesem oder an jenem Orte gefühlt worden war. War ihr dieser Ort bekannt, so erfolgte das Zeichen 0,205 Secunden später als der Reiz; war ihr aber der Ort nicht bekannt, so erfolgte das Zeichen erst nach 0,272 Secunden. Es erforderte also der psychische Act der Ueberlegung, wo der Reiz gewesen, und die dem entsprechende Wahl der Hand eine Zeit von 0,067 Secunden.

Die physiologische Zeit für den Gesichtssinn war etwas abhängig von der Farbe; weisses Licht wurde immer ein wenig früher markirt als rothes. War dem Beobachter die Farbe, welche er sehen sollte, vorher bekannt, so gab er das Zeichen früher, als wenn dies nicht der Fall war und er erst überlegen musste, was er gesehen habe, um danach sein Zeichen zu geben. Der Beobachter bildet sich bei solchen Versuchen immer eine Vorstellung von der Farbe, die er zu sehen erwartet. Stimmt dann die zur Beobachtung kommende Farbe zufällig mit seiner Erwartung, so reagirt er schneller, als wenn dies nicht der Fall ist.

Aehnliches ergab sich für den Gehörsinn. Die Wiederholung eines gehörten Klanges erfolgt schneller, wenn man vorher gewusst hat, welchen Klang man zu hören bekommen wird, als wenn dies nicht der Fall ist.

In anderer Weise zeigt sich diese, wenn wir so sagen wollen, Trägheit des Bewusstseins in Versuchen, welche Helmholtz anstellen liess. Das Auge erblickt eine Figur und unmittelbar darauf ein helles Licht. Je stärker das letztere ist, desto länger muss man die erstere gesehen haben, um sie überhaupt zu erkennen; complicirte Figuren erfordern überdies mehr Zeit als einfachere. Sieht man Buchstaben auf hellem Grunde nur ganz kurze Zeit beleuchtet, ohne dass ein anderes Licht folgt, so genügt eine um so kürzere Zeit zum Erkennen, je grösser die Buchstaben sind und je heller die Beleuchtung war.

Es sind freilich sehr einfache Gehirnthätigkeiten, über deren physiologische Bedingungen derartige Versuche uns

in etwas Aufklärung verschaffen; aber es sind doch die Grundelemente aller geistigen Thätigkeit: Empfindung, Vorstellung, Ueberlegung, Wille: und selbst die verwickeltste Deduction eines speculativen Philosophen kann nicht mehr sein als eine Kette solcher einfachen Vorgänge, wie wir sie hier betrachtet haben. Wir haben daher in jenen Messungen die ersten Anfänge einer experimentellen physiologischen Psychologie vor uns, welche seitdem sehr eifrig von Physiologen und Psychologen erforscht worden ist. Die Auseinandersetzung der Ergebnisse dieser Untersuchungen liegt ausserhalb des Rahmens dieses Buches. Hier kam es nur darauf an, die allgemeinen Eigenschaften der Nervenzellen in ihren Umrissen festzustellen als Ergänzung dessen, was in den vorhergehenden Kapiteln über die Eigenschaften der Nervenfasern gesagt worden ist. Gerade die einfachsten Vorgänge sind in physiologischer Beziehung die lehrreichsten. „In der That", sagt D. F. Strauss („Der alte und der neue Glaube", S. 208), „wer das Greifen des Polypen nach der wahrgenommenen Beute, das Zucken der gestochenen Insektenlarve erklärt hätte, der hätte zwar damit noch lange nicht das menschliche Denken begriffen, aber er wäre doch auf dem Wege dazu und könnte es erreichen, ohne ein neues Princip zu Hülfe zu nehmen." Ob diese Auffassung der Sachlage wirklich richtig ist, das steht dahin. Aber die immer vollständigere Erkenntniss der Bedingungen des Zustandekommens und der mechanischen Vorgänge, welche den Denkprocessen zu Grunde liegen, können wir erreichen. Und dies ist das hohe Ziel, nach welchem die Wissenschaft der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie strebt, ein Ziel, das wohl der fortgesetzten Anstrengungen der besten Forscher würdig ist.

Anmerkungen und Zusätze.

1. Graphische Darstellung. Begriff der mathematischen Function.

(Zu Seite 48.)

Das in Fig. 20 benutzte Verfahren, die Grössenverhältnisse der Dehnungen in ihrer Abhängigkeit von der Grösse der dehnenden Gewichte durch eine Zeichnung darzustellen, ist einer so mannichfaltigen Anwendung fähig und wird so oft in Anwendung gezogen, dass eine kurze Erörterung desselben hier wol am Platze sein dürfte.

Wenn zwei Reihen von Grössen in einer solchen Beziehung zueinander stehen, dass zu jeder Grösse der einen Reihe eine bestimmte Grösse der andern Reihe gehört, so sagen die Mathematiker, die eine Grösse sei eine Function der andern. Eine solche Beziehung kann immer in einer Tabelle dargestellt werden, wie z. B. in der folgenden:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	4	6	8	10	12	14	16	18	20

Die Beziehung, welche hier obwaltet, ist eine sehr einfache. Zu jeder Zahl der obern Reihe gehört eine Zahl der untern Reihe, welche doppelt so gross ist als die erstere. Bezeichnen wir die Zahlen der obern Reihe mit x, die der untern Reihe mit y, so können wir die Beziehung zwischen diesen beiden Zahlenreihen auch durch die Formel ausdrücken:

$$y = 2\,x.$$

Diese Formel sagt aber nicht nur dasselbe aus, was die Tabelle sagt, sondern noch mehr. Setzen wir für das unbestimmte x, welches jede beliebige Zahl sein kann, die Zahl 4, so sagt uns die Tabelle, dass das zugehörige y den Werth 8 hat. Für $x = 5$ ergibt die Tabelle den Werth $y = 10$. Aber für einen zwischen 4 und 5 liegenden Werth des x, z. B. für 4,2371 lässt uns die Tabelle im Stich. Die Formel aber besagt, dass dieselbe Beziehung für alle möglichen Werthe Geltung habe; aus ihr können wir den Werth für das zugehörige y leicht finden; er ist = 8,4742.

Wir können die Formel auch umkehren und so schreiben:

$$x = {}^1\!/_2\ y,$$

das heisst wir können für jeden gegebenen Werth von y den zugehörigen Werth von x berechnen. Ganz ebenso ist es mit den beiden gleichbedeutenden Formeln

$$y = 3\ x \text{ und } x = {}^1\!/_3\ y.$$

Hier gehört also zu jedem bestimmten x ein bestimmtes y, das gerade dreimal so gross ist. In den beiden zusammengehörigen Formeln

$$y = a\ x \quad \text{und} \quad x = \frac{1}{a}\ y,$$

haben wir dieser Art von Beziehung noch einen etwas allgemeinern Ausdruck gegeben; x und y sind hier wieder die Bezeichnungen für die beiden zusammengehörigen Grössenreihen, a ist der Ausdruck für eine bestimmte Zahl, die in jedem einzelnen Falle als unveränderlich zu denken ist. In unserm ersten Beispiel ist $a = 2$, in unserm zweiten Beispiel ist $a = 3$ angenommen worden und so kann in irgendeinem andern Fall a irgendeinen andern Werth haben.

Betrachten wir jetzt die folgende Tabelle:

1	2	3	4	5	6	u. s. w.
1	4	9	16	25	36	u. s. w.

so sehen wir, dass jede Zahl der untern Reihe gefunden wird, wenn man die zugehörige Zahl der obern Reihe mit sich selbst multiplicirt, was man durch die Formel

$$y = x\ x \text{ oder } y = x^2$$

ausdrücken kann. Die entsprechende Umkehr der Formel lautet hier

$$x = \sqrt{y}.$$

Kennt man eine derartige Formel, welche die gegenseitige Beziehung der zwei zueinander gehörigen Grössenreihen aus-

drückt, so kann man jedesmal eine Tabelle entwerfen. Umgekehrt aber kann man die in der Tabelle niedergelegte Beziehung nicht immer in einer einfachen Formel ausdrücken. Meistens handelt es sich in den Tabellen um Grössenwerthe, welche durch Beobachtungen festgestellt worden sind, wie in unserm Falle um die Dehnungen, welche der Muskel bei verschiedenen Belastungen erfährt. Zu jeder Belastung gehört eine entsprechende Dehnung; das finden wir durch den Versuch und können es in Tabellenform ausdrücken, etwa so:

Belastung:	50	100	150	200	250	300 gr
Dehnung:	3,2	6	8	9,5	10	10,5 mm.

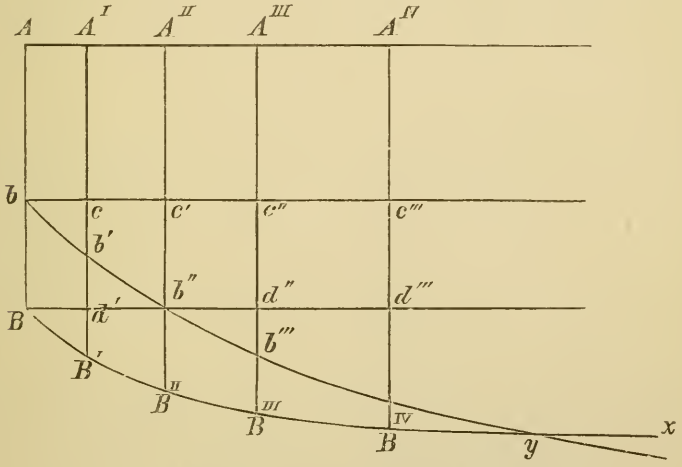


Fig. 85. Graphische Darstellung der Muskeldehnung.

Alles, was wir aus der Tabelle entnehmen können, ist nur, dass die Dehnungen n i c h t den Belastungen proportional wachsen (wie es bei einem unorganischen Körper sein würde), sondern in einem langsamern Verhältniss. Wir können aber jedes beliebige Functionsverhältniss, gleichgültig ob es durch eine Gleichung ausgedrückt oder in einer auf Grund von Beobachtungen entworfenen Tabelle niedergelegt ist, dem Auge anschaulich darstellen durch ein von Descartes erfundenes Verfahren, das eben den Gegenstand unserer Erörterung bilden soll.

Die Grössen, um welche es sich handelt, können von der verschiedensten Art sein: Zahlen, Gewichte, Wärmegrade, Häufigkeit von Geburten oder Todesfällen u. s. w. Immer können wir jede Grösse bildlich darstellen durch die Länge

einer Linie. Eine Linie von einer bestimmten Länge soll irgendeine Grösse bedeuten, dann wird die doppelte Grösse durch eine Linie dargestellt, die zweimal so lang ist als die erstere. Der gewählte Maassstab ist ganz gleichgültig, aber einmal gewählt darf er in derselben Darstellung nicht verändert werden. Wir zeichnen nun zwei sich senkrecht durchschneidende Linien; von dem Durchschnittspunkte B (Fig. 85 auf S. 293) aus messen wir auf der horizontalen Linie die Längen ab, welche die Werthe der einen Reihe darstellen sollen (in unserm Fall die an den Muskel gehängten Belastungen). An jedem der so gewonnenen Punkte d', b'', d'', d''' ziehen wir Linien senkrecht auf die erstere und geben ihnen Längen, welche die zu den betreffenden Belastungen gehörigen Dehnungen ausdrücken. Wir gewinnen so die Linien $d' B'$, $b'' B''$,

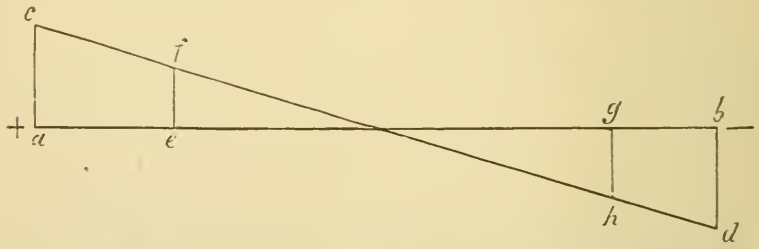


Fig. 86. Darstellung positiver und negativer Grössen.

$d''' B'''$, $d''' B^{IV}$. Durch Verbindung dieser Punkte erlangen wir die Curve $B\ B'\ B''\ B'''\ B^{IV} x$, welche uns von der Beziehung zwischen Belastung und Dehnung auf einen Blick sofort ein anschauliches Bild gibt. Ganz auf dieselbe Weise ist die Curve $b\ b'\ b''\ b'''\ y$ entworfen, welche die Dehnungen des thätigen Muskels durch die entsprechenden Gewichte darstellt.

In manchen Fällen handelt es sich darum, Grössen entgegengesetzter Art darzustellen. Wenn z. B. (Fig. 86) der Draht $a\ b$ von einem elektrischen Strom durchflossen wird, so nimmt die eine Hälfte desselben positive, die andere Hälfte negative Spannung an. Um dies auszudrücken, ziehen wir die Linien, welche positive Spannung bedeuten sollen, oberhalb, diejenigen, welche negative Spannung bedeuten sollen, unterhalb der Grundlinie. Die Figur lehrt uns, dass die Spannung in der Mitte des Drahtes = 0 ist, dass nach links hin die positiven, nach rechts hin die negativen Spannungen zunehmen und zwar in ganz gleichmässiger Weise. Um die an einem bestimmten Punkte herrschende Spannung

ihrer Grösse nach zu finden, errichten wir in diesem Punkte, z. B. e, ein Loth; die Länge desselben, ef, stellt die dort herrschende Spannung dar.

2. Richtung der Muskelfasern, Hubhöhe und Arbeitsleistung.

(Zu Seite 91.)

Bei der ausserordentlichen Seltenheit der langen parallelfaserigen Muskeln ist es nicht ohne Interesse, den Einfluss, welchen die schräge Anordnung der Fasern gegen die Zugrichtung auf ihre Kraft, Hubhöhe und Arbeitsleistung hat, noch etwas genauer zu betrachten. Wenn eine Muskelfaser infolge ihrer Anordnung nicht im Stande ist, eine Bewegung in der Richtung ihrer eigenen Verkürzung zu bewirken, so kommt sie nur mit einem Theil der bei ihrer Verkürzung entstehenden Zugkraft zur Geltung, welcher sich nach dem Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte berechnet. Dieser Fall liegt bei allen gefiederten und halbgefiederten Muskeln vor. Stellen wir uns vor, die Muskelfaser AB (Fig. 87) verkürze sich um das Stück Bb, die Bewegung des Punktes B könne aber nur in der Richtung BC erfolgen. Die Muskelfaser wird dann, indem sie sich verkürzt, zugleich eine Drehung um ihren festen Ursprung A erleiden und in die Lage Ab' kommen.

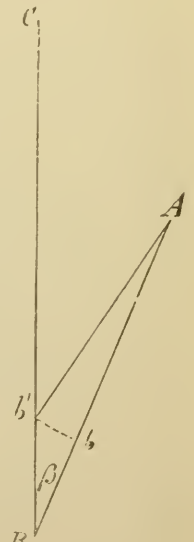


Fig. 87.
Wirkung schräger Muskelfasern.

Nennen wir die Kraft, mit welcher die Muskelfaser sich in der Richtung AB zusammenzuziehen strebt, k, so kommt von dieser Kraft nur der Theil zur Geltung, welcher in der Richtung BC wirkt. Diese Componente k' ist nach dem Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte

$$k' = k \cos \beta^*$$

* Das kleine Dreieck Bbb' kann als ein rechtwinkeliges angesehen werden.

Die Hubhöhe wird in unserm Falle durch die Linie Bb' ausgedrückt. Es ist aber

$$Bb' = \frac{Bb}{\cos\beta}.$$

Ist p ein Gewicht, welches durch die in der Muskelfaser entwickelte Kraft gehoben wird, so ist die geleistete Arbeit

$$= p \cdot Bb' = p \cdot \frac{Bb}{\cos\beta}.$$

p muss aber der in der Muskelfaser entwickelten Kraft proportional sein. Also erhalten wir für die Arbeit den Ausdruck:

$$A = Bb' \cdot k' = \frac{Bb}{\cos\beta} \cdot k \cdot \cos\beta = Bb \cdot k$$

d. h. also, die geleistete Arbeit ist genau so gross, als wenn der Zug in der Richtung AB stattgefunden hätte; die Arbeitsleistung der Muskelfaser ist unabhängig von der Richtung, in welcher ihre Wirkung zu Stande kommt. Dies gilt natürlich ebenso von jeder andern Muskelfaser und also vom ganzen Muskel. Die für parallelfaserige Muskeln entwickelten Sätze gelten also auch für die unregelmässig gefaserten. Immer ist die mögliche Hubhöhe um so grösser, je länger die Fasern sind, und die Kraft proportional dem Querschnitt oder der Zahl der Fasern. Bei den schräggefaserten Muskeln ist die Länge der Fasern meistens sehr klein, die Zahl der Fasern sehr gross, sie sind also, welches auch ihre Gestalt sein mag, als kurze und dicke Muskeln anzusehen, welche einen kleinen Hub und eine grosse Kraft haben.

3. Curve der Erregbarkeit. Widerstand der Leitung.

(Zu Seite 116.)

An nicht vom Rückenmark getrennten Nerven sind die obern, dem Rückenmark nähern Stellen zwar oft, aber doch nicht immer erregbarer als die untern; die Unterschiede sind aber immer nur gering. Ausserdem findet man gewöhnlich in der Mitte des Nerven, und zwar da, wo die zu den Oberschenkelmuskeln abgehenden Nervenäste abgeschnitten sind, eine Stelle von etwas höherer Erregbarkeit als die unmittelbar darunter und die in einiger Entfernung darüber gelegenen Strecken. Der Grund ist wahrscheinlich der gleiche, welcher

in der Anm. * auf S. 116 angeführt wurde; jene Stelle ist von einem schwachen Strom durchflossen. Sieht man von diesen kleinen Unregelmässigkeiten ab, so spricht nichts dafür, dass an verschiedenen Stellen des unversehrten Nerven Unterschiede der Erregbarkeit von irgendwelcher Regelmässigkeit herrschen. Um so weniger ist es gerechtfertigt, aus der am abgeschnittenen Nerven beobachteten Curve der Erregbarkeit ohne weiteres auf ein lavinenartiges Anschwellen der Reizung zu schliessen. Ausser dem S. 110 erwähnten Versuche von Munk kann auch aus andern Versuchen auf einen Widerstand der Leitung im Nerven geschlossen werden. Ein solcher Widerstand, welcher den Reiz während seiner Fortpflanzung abschwächt, und ein lavinenartiges Anschwellen des Reizes sind aber unversöhnbare Gegensätze, die sich gegenseitig ausschliessen. Wenn ein Widerstand der Leitung nachweisbar ist, kann die Reizung während der Fortpflanzung im Nerven nicht an Stärke zunehmen. Ich will daher hier die Gründe kurz erörtern, warum ich mich für die eine und gegen die andere Annahme entschieden habe.

Wie S. 134 erwähnt ist, wird die Leitung im Nerven im anelektrotonischen Zustande bedeutend erschwert, ja, durch starken Anelektrotonus sogar vollkommen aufgehoben. Es liegt nahe, eine solche Erschwerung als Vermehrung eines schon vorhandenen Widerstandes aufzufassen. Ein triftigerer Grund aber liegt in den Erscheinungen, welche bei Reflexen auftreten. Wenn man einen Gefühlsnerven reizt, so kann die Erregung zum Rückenmark und Gehirn fortgeleitet und in diesen auf einen Bewegungsnerven übertragen werden (vgl. das Weitere Kap. 15 u. Anm. 12.) Diese Uebertragung erfordert immer eine beträchtliche Zeit, welche ich Reflexzeit genannt habe. Wenn man einen Gefühlsnerven mit einem stärkern Reiz reizt, als nöthig ist, um eben gerade einen Reflex zu erhalten (sogenannte „ausreichende Reize"), so wird die Reflexzeit kleiner. Die „ausreichenden" Reize müssen aber grösser sein, wenn man eine vom Rückenmark möglichst entfernte Stelle eines sensiblen Nerven reizt, als wenn die gereizte Stelle dem Rückenmark nahe liegt. Offenbar hängt die Länge der Reflexzeit von der Stärke ab, mit welcher der Reiz im Rückenmark anlangt. Der Reiz, welcher von der dem Rückenmark nahe gelegenen Nervenstelle kommt, wird wenig geändert, der von einer entferntern Stelle kommende aber wird um so mehr geschwächt, je länger die Strecke war, welche er im Nerven selbst zurückzulegen hatte.

Da sich motorische und sensible Nerven gegen elektrische Reizung, soweit die Vergleichung möglich ist, ganz gleich verhalten, sind wir berechtigt, die an sensiblen Nerven gewonne-

nen Anschauungen auch auf die Bewegungsnerven zu übertragen. Es ist jedenfalls nicht wahrscheinlich, dass in der einen Nervenfaser ein Widerstand der Leitung besteht, in der andern ein lawinenartiges Anschwellen. Nehmen wir also einen Widerstand der Leitung an, welcher die Stärke der Erregung während ihrer Fortpflanzung und ebenso die Geschwindigkeit dieser Fortpflanzung allmählich verringert, so wird der Einfluss derselben bei den kurzen Nerven eines Frosches immer nur sehr geringfügig sein können. Bei den längern Nerven eines sehr grossen Thieres (z. B. eines Walfisches) aber könnte sie sich in so erheblichem Maasse geltend machen, dass man zu viel geringern Werthen für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit kommen würde als den von Helmholtz aus seinen Versuchen berechneten.

4. Einfluss der Länge der erregten Nervenstrecke.

(Zu Seite 131.)

Wenn man mit gleichen Reizen Nervenstrecken von verschiedener Länge reizt, so ist die Wirkung um so stärker, je länger die Strecke ist. Bestimmt man die Erregbarkeit nach der Methode der minimalen Reize, d. h. sucht man die schwächste Reizstärke, welche eben ausreicht, eine merkliche Zuckung zu bewirken, und sind die Unterschiede der Erregbarkeit innerhalb der Strecke nur gering, so wird jeder Theil der Strecke bei einer gewissen Reizstärke ziemlich auf gleiche Weise erregt werden: die am Muskel beobachtete Wirkung wird also die Summe der Erregung der einzelnen Theilchen der Strecke sein. Wenn aber in der gleichzeitig dem Reiz ausgesetzten Strecke verschiedene Grade von Erregbarkeit herrschen, so wird eine Wirkung eintreten können, wenn auch nur ein Theil der Strecke wirklich erregt wird; man bestimmt also in Wahrheit nur die Erregbarkeit des erregbarsten Theils der ganzen Strecke. Dies wird bei frischen Nerven, in nicht zu geringer Entfernung von dem Schnittende, meist der oberste Abschnitt der Strecke sein. Wenn, wie wir vorausgesetzt haben, der Verlust der Erregbarkeit in jedem Theilchen sehr plötzlich unmittelbar auf die höchste Erregbarkeit folgt, so muss dies die Folge haben, dass die wirklich gereizte Strecke immer kürzer wird; die Theilchen, welche gereizt werden, befinden sich in Wahrheit auf der höchsten Erregbarkeitsstufe und zeigen daher die dritte Stufe des Zuckungsgesetzes (wenn der prüfende Strom so gewählt war, dass er ursprünglich am frischen Nerven die

erste Stufe gab). Die Erscheinungsform der dritten Stufe, Zuckung bei Schliessung des absteigenden und bei Oeffnung des aufsteigenden Stromes, muss also ungeändert bleiben, die Stärke der Zuckungen muss aber allmählich abnehmen und zuletzt muss jede Wirkung ausbleiben, wenn das Maximum der Erregbarkeit und das ihm nachfolgende Absterben eben die untere Grenze der erregten Strecke überschreitet.

5. Unterschied der Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströme. Helmholtz'sche Einrichtung.

(Zu Seite 143.)

Wenn in einer Spirale ein elektrischer Strom plötzlich hergestellt (geschlossen) wird, so wirkt dieser nicht blos inducirend auf eine benachbarte Spirale, sondern die einzelnen Windungen der primären Spirale wirken auch aufeinander inducirend; etwas Aehnliches müsste auch bei der Oeffnung stattfinden, aber die plötzliche Unterbrechung der Leitung macht die Ausbildung dieses Oeffnungsinductionsstromes in der primären Spirale unmöglich. Da der bei der Schliessung des Stromes entstehende Inductionsstrom dem geschlossenen Strom selbst entgegengesetzt gerichtet ist, so muss er diesen schwächen; der Strom kann daher nicht sofort seine volle Stärke erlangen, sondern nur allmählich; bei der Oeffnung aber hört der Strom plötzlich auf. Dieser Verschiedenheit in dem zeitlichen Verhalten der Schliessung und der Oeffnung des primären Stromes entsprechen Verschiedenheiten in den von ihnen in der secundären Spirale inducirten Strömen. Fig. 88 erläutert diese Verhältnisse. Der obere Theil der Figur stellt den zeitlichen Verlauf des Hauptstromes in der primären Spirale eines Inductoriums, der untere Theil den zeitlichen Verlauf der inducirten Ströme in der secundären Spirale vor. Die Linie $o \ldots o \ldots t$ soll die Zeiten vorstellen. Im Moment o wird der primäre Strom geschlossen. Wäre die erwähnte verzögernde Wirkung in der primären Spirale nicht vorhanden, so würde der Strom sofort seine volle Stärke OJ erreichen; wegen jener Wirkung aber steigt er nur allmählich zu dieser Stärke an, etwa in der Weise, wie es die krumme Linie *3* zeigt. Diesem allmählich entstehenden Strom entspricht in der secundären Spirale ein Schliessungsinductionsstrom, wie ihn die Curve *4* darstellt; die Curve ist nach abwärts von der Zeitlinie $o \ldots o \ldots t$ gezeichnet, um anzudeuten, dass die Richtung dieses inducirten Stromes der Richtung des primären entgegengesetzt ist. Wird

der primäre Strom unterbrochen, so fällt er von der Stärke *J* plötzlich ab, was die gerade Linie *1* andeuten soll. Diesem Abfall entspricht ein Inductionsstrom, welcher plötzlich sehr steil ansteigt und wieder, wenn auch etwas weniger steil ab-

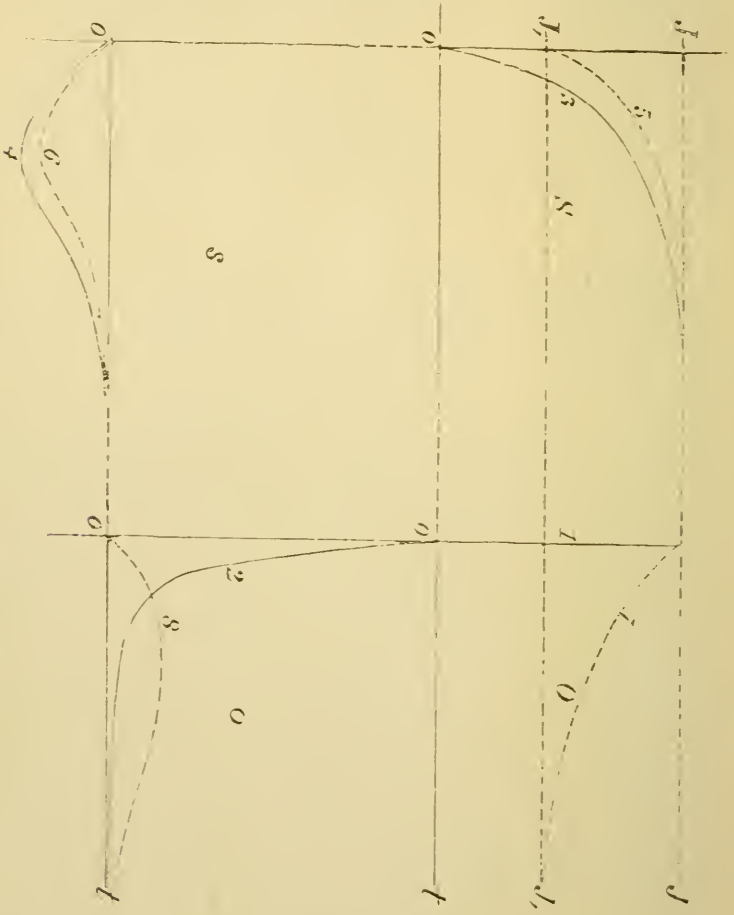


Fig. 88. Zeitlicher Verlauf der Inductionsströme.

fällt, wie es die Curve *2* darstellt. Hierdurch wird es klar, warum der Oeffnungsinductionsstrom physiologisch sehr viel wirksamer sein muss als der Schliessungsinductionsstrom.

Zuweilen kommt es darauf an, diesen auffallenden Unterschied zu beseitigen und zwei Inductionsströme zu haben, welche nahezu gleich verlaufen und wirken. Wir können dies

erreichen, wenn wir den Strom der primären Rolle nicht schliessen und unterbrechen, sondern statt dessen eine Nebenschliessung von geringem Widerstande anbringen und an dieser die Unterbrechung vornehmen. Ist die Nebenschliessung vorhanden, so geht nur ein sehr geringer Theil des Stromes durch die primäre Rolle; seine Stärke sei durch die Linie $J_1 J_1$ ausgedrückt. Wird die Nebenschliessung unterbrochen, so wächst der primäre Strom langsam von der Stärke J_1 zur Stärke J an, wie es die punktirte Curve 5 andeutet: diesem Anwachsen ent-

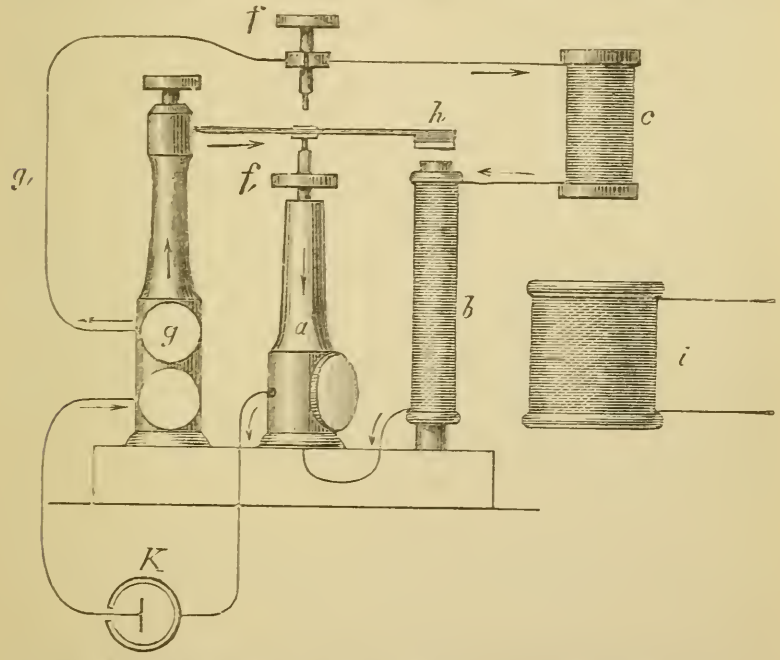


Fig. 89. Helmholtz'sche Einrichtung am Schlitteninductorium.

spricht in der secundären Rolle ein Inductionsstrom, wie ihn Curve 6 darstellt. Wird jetzt die Nebenschliessung wieder hergestellt, so sinkt der Strom in der primären Rolle von der Stärke J zu der Stärke J_1 herab: aber der durch das Sinken in der primären Spirale selbst entstehende sogenannte Extrastrom kann jetzt, da die Rolle geschlossen ist, wirklich zu Stande kommen, und da er dieselbe Richtung hat, wie der Hauptstrom, verzögert er dessen Absinken, welches nun in der Weise geschieht, wie es Curve 7 darstellt. Diesem langsamen Absinken des Hauptstromes entspricht in der secundären Rolle ein Inductionsstrom von der Art, wie sie Curve 8 darstellt.

Helmholtz hat an dem Schlitteninductorium von Du Bois-Reymond eine Vorrichtung anbringen lassen, welche die Herstellung und Beseitigung der Nebenschliessung selbstthätig besorgt. Dieselbe ist, wie Fig. 89 zeigt, eine Abänderung des Wagner'schen Hammers für den vorliegenden Zweck. Der Strom der Kette *K* geht durch den zwischen *g* und *f* angebrachten Draht zur primären Rolle *c*, von dieser zu den Windungen des kleinen Elektromagneten *b* und von da durch die Säule *a* und zur Kette zurück. Der Elektromagnet zieht den Hammer *h* an: dadurch kommt ein an der untern Seite der Neusilberfeder angebrachtes Platinplättchen in Berührung mit der Platinspitze der Schraube f_1 und es entsteht eine kurze, gut leitende Nebenschliessung $g f_1 a$. Dadurch wird der Strom in der Rolle *c* und zugleich im Elektromagneten sehr geschwächt; letzterer kann den Hammer nicht mehr anziehen, derselbe federt nach oben, das Plättchen entfernt sich von der Spitze f_1 und die Nebenschliessung ist wieder unterbrochen. Der Strom geht wieder in voller Stärke durch die Rolle *c* und den Elektromagneten *b*, der Hammer wird wieder angezogen und so fort, solange die Kette wirkt. In der secundären Rolle *i* entstehen dann solche Inductionsströme, wie sie in Fig. 88, Curve *G* und *S* dargestellt sind. Will man die gewöhnliche Anordnung wieder herstellen, so hat man nur den Draht g_1 zu entfernen und die Spitzen *f* und f_1 zu senken, bis erstere das obere Plattinplättchen des Hammers berührt, letztere aber auch bei der tiefsten Stellung der Feder nicht mehr mit ihr in Berührung kommt.

6. Wirkung kurzdauernder Ströme.

(Zu Seite 144.)

Zur Erregung des Nerven benutzen wir entweder die Schliessung oder die Oeffnung eines constanten Stromes, oder einen Inductionsstrom. Bei dem letztern haben wir es, wie in der vorhergehenden Anmerkung auseinandergesetzt wurde, eigentlich mit einer Schliessung und einer unmittelbar darauffolgenden Oeffnung zu thun, denn der Inductionsstrom entsteht und verschwindet sofort wieder, nachdem er eine gewisse Stärke erreicht hat. Wir können dies nachahmen, wenn wir durch irgendeine passende Vorrichtung einen constanten Strom nur auf ganz kurze Zeit schliessen. Ein solcher „Stromstoss" kann ebensogut zur Erregung benutzt werden wie ein Inductionsstrom. Wenn wir die Zeitdauer desselben unverändert lassen, aber die Stärke des Stromes allmählich steigern, so wachsen die

Hubhöhen zuerst. bleiben eine Zeit lang auf dem ersten Maximum, wachsen dann abermals und erreichen ein zweites Maximum.

Die Erklärung dieses Verhaltens ergibt sich aus der Betrachtung, dass ein Stromstoss aus zwei Theilen zusammengesetzt ist, welche beide reizend wirken können: dem Stromschluss und der Stromöffnung. Von diesen wirkt der Stromschluss stärker reizend, besonders bei geringern Stromstärken. Sind die Ströme sehr schwach, so wirkt nur die Schliessung erregend. Bei mittlerer Stärke kommt noch die Erregung durch die Oeffnung hinzu und diese beiden, schnell aufeinander folgenden Reizungen summiren sich. Dadurch wird die Zuckung höher. Denn der Muskel hat die Fähigkeit, selbst dann, wenn er schon infolge einer Reizung begonnen hat sich zusammenzuziehen, durch einen folgenden Reiz zu noch stärkerer Zusammenziehung angeregt zu werden. Daher sind auch die Hubhöhen, welche ein Muskel im Tetanus erreichen kann, stets beträchtlich grösser als die maximalen Hubhöhen bei Einzelzuckungen.

Ist die Dauer eines Stromstosses eine sehr geringe, so muss der Strom stärker sein, um überhaupt erregend wirken zu können, als bei etwas längerer Dauer. Offenbar kann ein Strom, wenn er gar zu kurze Zeit dauert, keine hinreichende Aenderung im Zustand des Nerven bewirken, und schwächere Ströme bedürfen dazu längerer Zeit als stärkere.

Betrachtet man die Curven der Fig. ~~86~~, welche den zeitlichen Verlauf der Inductionsströme darstellen, so ergibt sich, dass ausnahmslos der Beginn des Stromes steiler erfolgt als sein Verschwinden. Es muss daher der Beginn jedes Inductionsstromes stärker erregend wirken als sein Ende, um so mehr als dies schon bei der gewöhnlichen Schliessung und Oeffnung eines jeden constanten Stromes der Fall ist. Daher ist bei Inductionsströmen bis zu einer gewissen Stromstärke stets nur der Anfang wirksam, mit andern Worten: Inductionsströme wirken wie Schliessungen constanter Ströme. Die Wirkung erfolgt also ausschliesslich an der Kathode. Denken wir uns, ein Inductionsstrom werde in aufsteigender Richtung durch einen Nerven geleitet. Solange der Strom eine gewisse Stärke nicht überschreitet, kann er erregend wirken; wenn er stark ist, wirkt er nicht, weil Schliessung starker aufsteigender Ströme überhaupt unwirksam ist. Wird der Strom aber noch stärker genommen, so kann er wieder wirksam werden, weil jetzt der Oeffnungstheil des Stromes trotz seines langsamern Verlaufs eine Reizung veranlassen kann. Dieses Aussetzen der Wirkung hat man mit dem Namen „Lücke“ bezeichnet.

Ganz ähnlich verhalten sich Muskeln bei unmittelbarer Reizung durch Inductionsströme oder kurzdauernde constante Ströme. Jedoch müssen die Ströme eine etwas längere Dauer haben, was auf eine geringere Beweglichkeit der kleinsten Muskeltheilchen im Vergleich zu denen des Nerven schliessen lässt. Daher sind Muskeln verhältnissmässig besser durch Schliessungs-Inductionsströme erregbar; jedenfalls ist bei ihnen die Ueberlegenheit des Oeffnungsinductionsstroms nicht so ausgesprochen, wie dies beim Nerven der Fall ist.

Obgleich bei Muskeln der Nachweis einer Veränderung der Erregbarkeit durch Elektrotonus sehr schwierig ist, verhalten sie sich doch in Bezug auf die erregende Wirkung der elektrotonischen Veränderungen genau so wie die Nerven. Auch bei ihnen tritt Erregung ein durch den Beginn des Katelektrotonus und durch das Aufhören des Anelektrotonus. Das kann, wie schon im Text erwähnt wurde, an langfaserigen Muskeln unmittelbar beobachtet werden: man sieht an ihnen deutlich, wie bei der Schliessung die Erregung an der Kathode ihren Ursprung hat und sich von dort aus fortpflanzt, während sie bei der Oeffnung von der Anode ausgeht.

Auch die Dauererregungen während des Geschlossenseins eines constanten Stroms gehen sowohl beim Nerven wie beim Muskel stets von der Kathode aus. Alles dies bestätigt unsere Auffassung, dass im Zustand des Katelektrotonus die kleinsten Theilchen der Nerven und Muskeln sich in einem Zustand leichterer Beweglichkeit befinden.

7. Quere Durchströmung. Unipolare Reizung.

(Zu Seite 144.)

Wird ein elektrischer Strom quer durch einen Nerven oder Muskel geleitet, das heisst ist seine Richtung senkrecht auf die Längsachse der Fasern, so ist er ganz unwirksam. Zu der Aenderung in der Lagerung der kleinsten Theilchen, die wir uns als die Ursache des Erregungsvorgangs denken, ist es also nöthig, dass der Strom in der Längsrichtung der Fasern fliesst. Geradeso wie ein elektrischer Strom, der parallel zu einer Magnetnadel fliesst, dieselbe ablenkt, dagegen keine Ablenkung bewirkt, wenn er senkrecht gegen ihre Richtung fliesst, so können auch die kleinsten Theilchen der Muskeln und Nerven nur von Strömen, welche der Längsachse der Fasern parallel laufen, aus ihrer Ruhelage gebracht werden. Hat der Strom eine schiefe Richtung zur Faser, so wirkt er, aber schwächer als

bei paralleler, und der Grad der Wirkung nimmt in dem Maasse ab, als der Winkel sich einem rechten nähert.

Der Zusammenhang zwischen den Erscheinungen des Elektrotonus und der Erregung des Nerven hat uns zu der Vorstellung geführt, dass nicht auf der ganzen von einem Strom durchflossenen Strecke, sondern nur auf einem Theil, welcher bei der Schliessung der Kathode, bei der Oeffnung der Anode benachbart ist, die Erregung stattfindet. Während aber bei der gewöhnlichen Anordnung in unsern Versuchen, bei welchen der Strom durch einen Theil des Nerven fliesst, stets beide entgegengesetzte Zustände gleichzeitig in den Nervenfasern, wenngleich an verschiedenen Stellen vorhanden sind, kann man auch den Nerven der Einwirkung einer Elektrode allein aussetzen. Dies kann beim Menschen und bei Thieren geschehen, wenn die Nerven nicht allzutief unter der Körperoberfläche liegen. Man setzt die eine Elektrode auf die Haut über dem Nerven, die andere auf eine entfernte Stelle des Körpers auf. Sitzt die Kathode auf dem Nerven, so erhält man nur Schliessungszuckungen, sitzt die Anode auf dem Nerven, so sieht man nur Oeffnungszuckungen. Man kann diese Art von Nervenreizung als unipolare bezeichnen.* Sind die Ströme sehr stark, so können freilich da, wo die Ströme aus den angrenzenden Geweben in den Nerven ein- oder aus diesem in die andern Gewebe austreten, auch Erregungen stattfinden.

8. Doppelsinnige Leitung. Degeneration, Regeneration und Verheilung durchschnittener Nerven.

(Zu Seite 218.)

Auf andere Weise noch hat man die doppelsinnige Leitung im Nerven nachzuweisen versucht. Werden Nerven am lebenden Thier durchschnitten, so tritt schon innerhalb kurzer Zeit eine auffallende Veränderung an denjenigen Theilen der Nervenfasern ein, welche nicht mehr mit der zugehörigen Nervenzelle in Verbindung stehen (vgl. Kap. 15, §. 14). Die Markscheide wird krümelig und die Erregbarkeit geht verloren. Wenn die Schnittenden nicht zu weit voneinander entfernt sind, können die Nervenfasern verheilen, die untern Enden werden wieder

* Diese unipolare Reizung ist nicht zu verwechseln mit derjenigen, welche eintritt, wenn ein Nerv nur mit einem Ende einer Inductionsspirale in Verbindung steht. In diesem Falle können je nach den Leitungsverhältnissen kürzere oder längere Strecken des Nerven auf die gewöhnliche Weise von Strömen durchflossen sein.

erregbar und die Erregung kann durch die entstandene Nervennarbe hindurch fortgeleitet werden. Auf diese Thatsachen gründete Bidder den Versuch, einen Empfindungsnerven mit einem motorischen Nerven zu verheilen. Der Empfindungsnerv der Zunge (*N. lingualis*), ein Ast des fünften Hirnnerven, und der Bewegungsnerv der Zunge (*N. hypoglossus*) kreuzen sich unterhalb der Zunge, ehe sie in dieselbe eintreten. Durchschneidet man beide Nerven an der Kreuzungsstelle und vernäht das obere, vom Hirn herkommende Ende des Gefühlsnerven mit dem untern, in die Zunge gehenden Ende des Bewegungsnerven, während man die zwei andern Nervenenden auf möglichst lange Strecken hin ausschneidet, so verwachsen die beiden verschiedenen Nerven. Nach einiger Zeit kann man durch Reizung oberhalb der Narbe Zuckungen in den Zungenmuskeln, durch Reizung unterhalb der Narbe Schmerzenszeichen hervorrufen. Gegen den Beweis, dass hierbei die Erregung in den obern, sensiblen Nerven nach abwärts, in den untern motorischen Nerven nach aufwärts geleitet werde, ist der Einwand gemacht worden, dass ein Auswachsen von Nervenfasern aus dem *N. lingualis* durch die Narbe hindurch in die leeren Hüllen des *N. hypoglossus* stattgefunden habe. Es ist jedoch sehr unwahrscheinlich, dass diese neugebildeten Nervenfasern auch mit den Zungenmuskeln sollten verwachsen können.

9. Negative Schwankung und Erregung.

(Zu Seite 219.)

Dass die negative Schwankung ein steter, untrennbarer Begleiter jeder Nervenerregung ist, hat Du Bois-Reymond durch eine grosse Reihe sorgfältiger und mannichfaltiger Versuche bewiesen, welche von den verschiedensten Forschern bestätigt und auch noch nach mancher Richtung ergänzt worden sind. Es ist ganz gleichgültig, durch welche Reize der Nerv erregt wird; auch motorische und sensible Nerven verhalten sich in dieser Beziehung ganz gleich. Um aus der grossen Zahl von Thatsachen nur eine herauszuheben, welche ein besonderes Interesse bietet, erwähne ich die am Sehnerven angestellten Versuche. Wenn man das Auge mit einem Stück des Sehnerven herauspräparirt, den letztern auf passende Weise mit einem Galvanometer oder Elektrometer verbindet und dann Licht in das bis dahin beschattete Auge einfallen lässt, so zeigt sich am Sehnerven die negative Schwankung.

Unterbindet man einen Nerven, sodass die Erregung sich

nicht mehr durch die Unterbindungsstelle fortpflanzen kann, so hat die Reizung der einen Seite auch keine negative Schwankung in der andern Seite mehr zur Folge. Dieser Versuch ist darum von Bedeutung, weil man sich durch ihn überzeugen kann, ob eine hinreichende Sicherung vor dem Eindringen von Stromzweigen der zur Reizung benutzten elektrischen Ströme in den Multiplicator vorhanden ist, was sonst leicht zu Täuschungen Veranlassung geben könnte.

10. Elektrotonus. Secundäre Zuckung vom Nerven aus. Paradoxe Zuckung.

(Zu Seite 220.)

Der Grund, warum man den Elektrotonus der intrapolaren Strecke nicht untersuchen kann, ist ein rein physikalischer. Wenn man den constanten Strom durch die Strecke *a k* (Fig. 72, S. 221) leitet und zwei Punkte dieser Strecke mit dem Multiplicator verbindet, dann geht ein Theil des constanten Stromes selbst durch den Multiplicator und die zwischen diesen Punkten enthaltene Nervenstrecke ist von einem schwächern Strom durchflossen als die benachbarten. Die Verhältnisse werden dadurch so verwickelt, dass eine Deutung des Beobachteten ungemein erschwert wird. Andere Versuche, das Verhalten der intrapolaren Strecke zu erforschen, haben bisjetzt auch noch keine klaren Ergebnisse geliefert.

Legt man einen Nerven *a* so an einen Nerven *b* an, wie es (S. 308) in Fig. 90, *A*, *B*, *C*, dargestellt ist, so bildet der Nerv *b* einen ableitenden Bogen für einen Theil des Nerven *a*. Erzeugt man in letzterm Elektrotonus durch einen constanten Strom, so geht der elektrotonische Strom durch den Nerven *b* und kann bei seinem Beginn und bei seinem Aufhören (Schliessung und Oeffnung der Kette) den Nerven *b* erregen und in dessen Muskel Zuckung bewirken. Man nennt dies secundäre Zuckung vom Nerven aus. Durch schnell aufeinanderfolgende Schliessungen und Oeffnungen der Kette kann man auch Tetanus hervorrufen. Aber diese secundäre Zuckung ist durch Elektrotonus, nicht durch die negative Schwankung des Nervenstromes verursacht, kann daher auch besser durch constante Ströme als durch Inductionsströme hervorgebracht werden. Sie ist also nicht gleichbedeutend mit der S. 201 beschriebenen secundären Zuckung vom Muskel aus. Die negative Schwankung des Nervenstromes ist

zu schwach, um in einem zweiten Nerven eine merkliche Wirkung hervorzubringen.

Eine besondere Form der secundären Zuckung vom Nerven aus hat Du Bois-Reymond als paradoxe Zuckung beschrieben. Der Hüftnerv des Frosches setzt sich, wie Fig. 91 zeigt, aus einzelnen Wurzeln zusammen; er gibt an verschiedenen Stellen Zweige ab, welche die Oberschenkelmuskeln versorgen, und theilt sich zuletzt in zwei Zweige, von denen

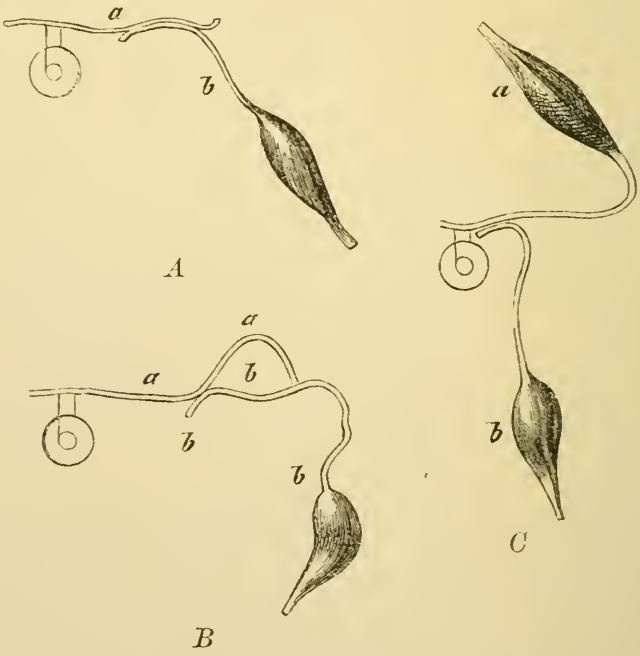


Fig. 90. A, B, C. Secundäre Zuckung vom Nerven aus.

einer den Wadenmuskel *(Gastroknemius)* versorgt, der andere die Beugemuskeln des Unterschenkels. Wenn man durch diesen letztern, in Fig. 91 kurz abgeschnitten gezeichneten Ast einen constanten Strom leitet, so kann beim Schliessen und Oeffnen des Stromes auch der Wadenmuskel zucken. Scheinbar ist also hier eine Ausnahme von dem Gesetz der isolierten Leitung der Erregung (vgl. S. 111) vorhanden; in Wahrheit ist aber nicht die Erregung von den gereizten Fasern auf die benach-

barten Fasern übergegangen, sondern der elektrotonische Strom der einen Fasern ist durch die anliegenden Fasern geflossen und hat auf diese als ein neuer, selbständiger Reiz gewirkt.

Fig. 91. Der Hüftnerv mit dem Wadenmuskel des Frosches.

11. Parelektronomie.

(Zu Seite 239.)

Die eigentlichen Ursachen der Parelektronomie, die Bedingungen ihrer stärkern oder schwächern Ausbildung sind bisher durchaus noch nicht genügend erkannt. Wenn man es auch nicht als vollkommen erwiesen ansehen kann, dass der stromlose Zustand der Muskeln, das heisst gleiche Spannung am Längs- und Querschnitt, der normale, und jede Negativität am Querschnitt immer als Folge einer Verletzung anzusehen ist, so spricht doch viel dafür. Wir müssen jedoch nochmals betonen, dass die Frage, ob an unversehrten Nerven oder Muskeln elektrische Spannungsunterschiede vorkommen, nicht allein entscheidend für die Annahme elektromotorischer Kräfte im Innern dieser Organe sein darf. Auch diese Hypothese erklärt ungezwungen alle Erscheinungen und bietet zugleich einen Anhalt für das Verständniss der Reizbarkeit und der Reizleitung. Sie passt auch für solche Gebilde, an deren Oberfläche sicher keine Spannungsdifferenzen vorhanden sind, wie an den elektrischen Organen der Fische. Man kann für sie dieselben Gründe geltend machen, welche die Physiker haben, wenn sie in jedem ganz unmagnetischen Stückchen Eisen dennoch das Vorhandensein molekularer Magnete voraussetzen. Wie in diesem Falle die Erscheinungen der magnetischen Induction, des Elektromagnetismus u. s. w. zu der Vorstellung kleiner Molekularmagnete im unmagnetischen Eisen geführt haben, so lässt sich die Annahme präexistirender Spannungsdifferenzen

in den kleinsten Muskel- und Nerventheilchen rechtfertigen, weil dadurch die Erscheinungen der negativen Schwankung und des Elektrotonus auf einfache Weise erklärt werden können.

Um die Uebereinstimmung der Vorstellungen in diesen beiden Fällen darzulegen, wollen wir einige bekannte Erscheinungen des Magnetismus noch etwas genauer betrachten. Es sei AB (Fig. 92) ein Stück weiches Eisen, NS ein Magnet.

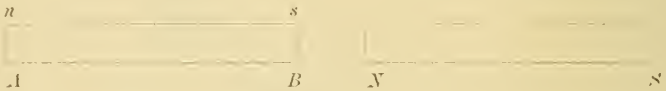


Fig. 92. Magnetische Induction.

Wir denken uns den letztern aus grosser Entfernung plötzlich herangebracht und so, wie es die Figur zeigt, neben AB gelegt. Es zeigt sich, dass AB jetzt magnetische Eigenschaften angenommen hat; A verhält sich wie ein Nord-, B wie ein Südpol. Entfernt man den Magneten NS, so wird AB wieder ganz unmagnetisch. Machen wir dagegen den Versuch mit einem ganz gleichen, aber an sich schon magnetischen Stab $N_1 S_1$ (Fig. 93), so wird bei Annäherung des Magnetstabes NS

Fig. 93. Magnetische Induction.

der Magnetismus von $N_1 S_1$ entweder schwächer werden, oder ganz aufhören, oder sogar sich umkehren, je nach der Stärke des Magnetismus in NS.

In beiden Fällen haben wir es mit demselben Vorgang der sogenannten magnetischen Induction zu thun. Das eine mal wird Magnetismus hervorgerufen, das andere mal wird vorhandener Magnetismus geschwächt. Die Induction ist aber in beiden Fällen die gleiche. Sie wirkt im ersten Falle auf unmagnetisches Eisen, d. h. auf Eisen, dessen Molekularmagnete nicht so regelmässig geordnet sind, wie es in Magneten der Fall ist (vgl. Fig. 73, S. 227). Unter der Einwirkung des Magnetstabes NS ordnen sich diese Molekularmagnete, sodass sie ihre südpolaren Seiten dem Pole N zu-, ihre nordpolaren Enden von N abwenden. Deshalb wird also das weiche Eisen selbst zu einem Magneten und zeigt bei n einen Nord-, bei s einen Südpol. Im zweiten Falle sind diese Molekularmagnete in $S_1 N_1$ schon geordnet, alle ihre nordpolaren Enden weisen

nach rechts, alle südpolaren nach links. Bei der Annäherung von NS erfahren sie Lageveränderungen in derselben Richtung, wie es bei dem weichen Eisen der Fall war, und von der Stärke dieser Lageveränderung hängt es ab, ob der Magnetismus von $N_1 S_1$ nur geschwächt, ganz aufgehoben oder gar umgekehrt wird.

Bei den innigen Beziehungen zwischen magnetischen und elektrischen Erscheinungen lassen sich dieselben Vorstellungen auch auf elektrische Strömungen übertragen. Bestehen im Innern der Muskeln und Nerven Strömungen von regelmässiger Anordnung, wie es die Molekularhypothese voraussetzt, so kann, je nach der Art dieser Anordnung, die Gesammtwirkung eines grössern Muskel- oder Nervenstücks nach aussen der Art sein, dass in einem angelegten Bogen ein Strom entsteht oder nicht entsteht. Eine bestimmte Lageveränderung der Theilchen wird dann im erstern Falle eine Aenderung des vorhandenen Stromes, im zweiten Falle das Auftreten eines Stromes zur Folge haben. Der innere Vorgang aber wird in beiden Fällen derselbe sein.

Was uns aber hauptsächlich veranlasst, vorläufig bei der Molekularhypothese stehen zu bleiben, ist der Umstand, dass sie einigen Anhalt für das Verständniss der Erregungs- und Leitungsvorgänge in den reizbaren Substanzen, insbesondere in den Nerven und Muskeln gewährt. Man hat vielfach den Nerven mit einem Faden brennbarer Substanz (Schwefelfaden, vgl. S. 248) verglichen, in welchem die an einer Stelle eingeleitete Verbrennung sich von Molekel zu Molekel fortpflanzt, bis sie zuletzt, auf den Muskel übertragen, die dort vorhandene Energie der Lage in Energie der Bewegung umsetzt. Der Vergleich ist in manchen Beziehungen sehr treffend, aber er genügt doch nicht; er erklärt nicht, warum die Erregungswellen unzähligemal aufeinander folgen können, ohne dass die brennbare Substanz erschöpft wird. Man hat deshalb die Hypothese aufgestellt, dass bei der Erregung des Nerven eine sehr complicirte chemische Substanz zerlegt werde, sich spalte, und unmittelbar darauf sich wieder neu bilde. Doch fehlt es an jedem nähern Anhalt für solche Hypothesen.

Demgegenüber ist die Vorstellung, dass der Nerv aus einer Reihe linear angeordneter Theilchen bestehe, welche sich gegenseitig in ihrer Lage beeinflussen, sehr geeignet, die Vorgänge der Erregung und Erregungsleitung anschaulich darzustellen, ohne dass dazu Annahmen gemacht werden müssen, welche mit irgendeiner bekannten Thatsache im Widerspruch ständen. Wir haben diese Vorstellung im Text (S. 139) durch das Gleichniss einer Reihe von Magnetnadeln anschaulich zu machen gesucht. Bei der innigen Beziehung zwischen magne-

tischen und elektrischen Erscheinungen (beide sind in der That nur verschiedene Formen derselben Vorgänge) kann man ohne weiteres die Magnetnadeln unsers Gleichnisses durch kleine von elektrischen Strömen umflossene Partikelchen ersetzen. Es ist also kein genügender Grund vorhanden, die Vorstellung von dem Vorhandensein solcher Theilchen zu Gunsten einer andern Vorstellung zu verlassen, welche auch nicht mehr, in mancher Beziehung sogar weniger leistet. Selbstverständlich müssen wir immer eingedenk bleiben, dass alle diese Vorstellungen nur Hypothesen sind, deren Zweck es allein ist, die bekannten Thatsachen unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenzufassen und anschaulich darzustellen.

Wenn die elektrisch wirksamen Theile sehr klein sind, so können in ihnen verhältnissmässig starke elektrische Wirkungen vorgehen, und doch kann die Stromdichte in einiger Entfernung ganz unmerklich werden. Es ist dies eine Folge der in Kap. X. §. 2—5 auseinandergesetzten Gesetze der Ausbreitung der Ströme in unregelmässigen Leitern. Wenn wir annehmen, dass die in der Achse einer Nervenfaser gelegenen elektrisch wirksamen Theilchen klein im Verhältniss zur Dicke der Faser sind, so müssen ihre Wirkungen an der Oberfläche der Faser schon zu schwach sein, um noch in einer benachbarten Faser reizend wirken zu können. Deshalb kann auch die bei der Reizung in der Nervenfaser entstehende Schwankung keine Erregung der Nachbarfasern bewirken. Wird der Nerv tetanisirt, so können die einzelnen negativen Schwankungen sich in ihrer Wirkung auf den Multiplicator summiren, während dies für die Erregung benachbarter Fasern nicht möglich ist.

12. Leitungsbahnen im Centralnervensystem.

(Zu Seite 276.)

Obgleich die Besprechung der Leitungsbahnen im Centralnervensystem ausserhalb des Rahmens dieses Buches fällt, so werden doch einige kurze Andeutungen darüber zum bessern Verständniss der im Text mitgetheilten allgemeinen Vorgänge in den Centralorganen beitragen.

Die Gliederung des Nervensystems in einen centralen und einen peripherischen Theil ist vollkommen ausgesprochen nur bei den Wirbelthieren. Mit Ausnahme der allerniedersten lässt sich bei allen andern Thieren dieser Gruppe ein oberer Abschnitt, das Gehirn, und ein unterer, das Rückenmark,

unterscheiden.* Aus dem erstern entspringen Nerven, welche zu den höhern Sinnesorganen, sowie zu den Muskeln und der Haut der obern Körperregion, namentlich des Kopfes, ziehen; die aus dem Rückenmark entspringenden Nerven versorgen die Muskeln und die Haut der Extremitäten und des Rumpfes und verbreiten sich auch in den Eingeweiden der Brust- und Bauchhöhle, wo sie sich zum Theil mit Nerven, welche aus dem Gehirn stammen, mischen. Die aus dem Rückenmark hervorgehenden Nervenfasern zeigen noch das Besondere, dass sie rechts und links in je zwei Reihen, sogenannten Wurzeln, entspringen; die an der Bauchseite führen nur motorische, die an der Rückenseite nur sensible Fasern. Ausserhalb des Rückenmarks legen sich dann die beiden, in gleicher Höhe entspringenden Wurzeln zusammen und bilden einen gemischten Nerven, in welchem beide Fasergattungen innig durcheinander gemengt verlaufen.

Auch wenn die von der Haut kommenden sensiblen Fasern, durch deren Reizung Empfindungen entstehen, zunächst ins Rückenmark eintreten, wird doch die Erregung von dort weiter zum Gehirn geleitet und erst in diesem entsteht der Act der Empfindung, welcher zum Bewusstsein kommen kann. Ebenso entspringen alle motorischen Nerven der vordern Wurzeln aus Nervenzellen des Rückenmarks; aber diesen Zellen wird von andern, im Gehirn gelegenen Zellen der Vorgang zugeleitet, welcher als eine willkürliche Bewegung zur Erscheinung kommt. Dagegen können innerhalb des Rückenmarks und im Gehirn die Uebergänge der Erregung von einer Leitungsbahn auf andere stattfinden, auf denen die Erscheinungen der Reflexe, Mitempfindung, Mitbewegung u. s. w. beruhen.

In Fig. 92 (S. 314) sind in schematischer Weise die Verbindungen dieser Bahnen dargestellt. *R* ist ein Stück des Rückenmarks; die vordere Seite ist nach links gerichtet. Es besteht aus einem Kern von grauer Substanz, in welcher sehr viele Nervenzellen mit zahlreichen sie verbindenden Nervenfasern enthalten sind, und einem diese einhüllenden Mantel von weisser Substanz, welcher aus markhaltigen Nervenfasern besteht.

Wir haben gesehen, dass sich das ganze Nervensystem aus Neuronen aufbaut, deren jedes aus einer Nervenzelle und der aus ihr entspringenden, in einer Verästelung, dem Nervenendbäumchen, endenden Nervenfaser besteht. Die Nervenzellen der sensiblen Rückenmarksfasern liegen a u s s e r h a l b des

---

* Als o b e n ist im Folgenden immer das K o p f e n d e des Thieres bezeichnet; die Ausdrücke v o r n und h i n t e n bezeichnen (wie es für den aufrecht stehenden Menschen in der That zutrifft) ersterer die Bauch-, letzterer die Rückenseite.

Rückenmarks, in den sogenannten Ganglien der hintern Wurzeln. *sg* stellt eine solche Nervenzelle vor. Die aus

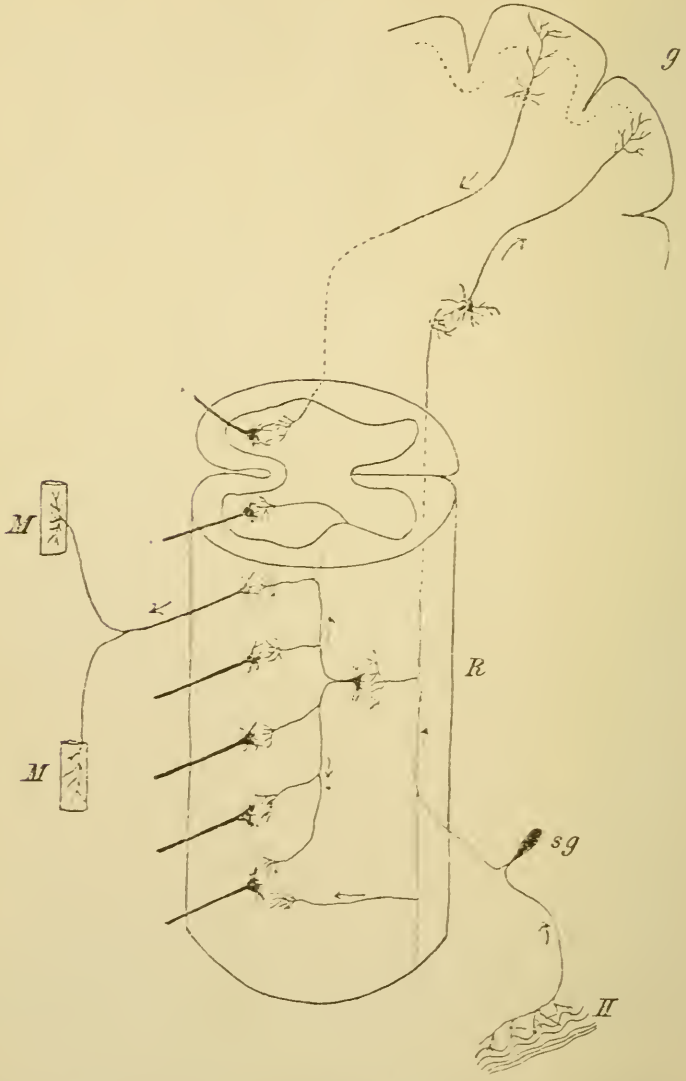


Fig. 94. Schema der Leitungsbahnen im Centralnervensystem.

ihr entspringende Nervenfaser theilt sich kurz nach ihrem Ursprung in einen centralen und einen peripheren Ast. Letztere

endigt mit einem Endbäumchen in der Haut oder einem andern empfindlichen Organ (Fig. 94 bei *H*): ersterer dringt in das Rückenmark ein, theilt sich dort mehrfach und endet mit Endbäumchen, von denen die Erregung auf die Endbäumchen oder auf die Dendriten von Nervenzellen anderer Neuronen übergehen kann (vgl. Kap. XVI, §. 4). Eine dieser Bahnen führt zu einer Nervenzelle des Grosshirns *g*, in welcher die Erregung zu dem Vorgang bewusster Empfindung umgeformt wird. Der in andern Zellen des Grosshirns entstehende Erregungsvorgang, welcher zu den willkürlichen Bewegungen Anlass gibt, wird durch die Ausläufer dieser Zellen zum Rückenmark geleitet, wo er durch das Endbäumchen jener Ausläufer auf die Ursprungszelle einer motorischen Faser übertragen wird. Eine solche Leitungsbahn ist in Fig. 94 durch die in ihrem untern Theil punktirte Verbindungslinie mit dem nach abwärts gerichteten Pfeil angedeutet, während die andere punktirte Linie die Leitungsbahn von den sensiblen Nerven zu den empfindenden Zellen des Grosshirns vorstellt. Die motorischen Fasern der Rückenmarksnerven haben ihren Ursprung in den Nervenzellen der vordern Abschnitte (sogenannten Vorderhörner) der grauen Substanz. In Fig. 94 sind eine solche Zelle des rechten und 6 des linken Vorderhorns dargestellt; eine derselben ist in Verbindung mit zwei Muskelfasern (*M, M*) gezeichnet, während die andern abgeschnitten sind. Die motorischen Fasern enden in den Muskelfasern mit Endbäumchen, den S. 244 beschriebenen und abgebildeten Nervenendplatten.

Die Verbindungen, welche im Vorhergehenden nur angedeutet, nicht in ihrem wahren anatomischen Verlauf* beschrieben worden sind, machen es verständlich, wie Erregungen, welche die sensiblen Nerven treffen, zu Wirkungen im Grosshirn, und umgekehrt Erregungen, welche im Grosshirn ihren Ursprung haben, zu Wirkungen in den Muskeln führen können. Es bestehen aber noch ausserdem Zwischenverbindungen zwischen den in das Rückenmark eintretenden und den aus ihm austretenden Fasern, welche in Fig. 94 schematisch durch eine Nervenzelle mit ihren Ausläufern und Endbäumchen dargestellt sind. Diese Verbindungen sowie der von der sensiblen Faser direct zu einer motorischen Zelle gehende Zweig erläutern, wie eine in das Rückenmark eintretende Erregung einer sensiblen Faser, abgesehen von ihrer Fortleitung zum Grosshirn, auch innerhalb des Rückenmarks auf verschiedene motorische

* In dieser Beziehung mag nur erwähnt werden, dass die Verbindungen gekreuzt sind, d. h. dass die linke Grosshirnhälfte mit der rechten Körperseite in Verbindung steht, und umgekehrt.

Bahnen übergehen kann, wie es bei den sogenannten Reflexen der Fall ist.

Die Kenntniss der Leitungsbahnen ist noch eine unvollkommene, was bei der ausserordentlichen Verwickelung derselben nicht wundernehmen kann. In den obigen Auseinandersetzungen haben wir nur die wichtigsten Leitungs- und Uebertragungsvorgänge anschaulich zu machen versucht. Es würde unsere schematische Zeichnung zu verwickelt und daher unübersichtlich gemacht haben, wenn wir auf alle Einzelheiten hätten Rücksicht nehmen wollen.

Register.

Ableitender Bogen 174.
Ableitungsgefässe 162.
Ableitungsröhren 164.
Ablenkung der Magnetnadel 150; durch den Willen 199.
Absolute Muskelkraft 65. 77.
Absteigender Strom 127.
Absterben der Muskeln 85. 98. 114. 213; der Nerven 114. 117.
Achsenband 100.
Achsencylinder, s. Achsenband.
Adäquate Reize 285.
Aelian 146.
Aequator, elektromotorischer 186. 191.
Alterationshypothese 236.
Ammoniak 255.
Amoeben 6.
Amoeboide Bewegung 8.
Anelektrotonus 123. 135. 219.
Anode 121. 219.
Ansatz eines Muskels 14.
Arbeit, äussere und innere 42. 43. 75.
Arbeiter, englische und französische 81; tiroler 84.
Arbeitsleistung des Muskels 37 fg., 39. 42. 72 fg., 295.
Arbeitssammler 40.
Aristoteles 146. 285.
Athembewegungen 274.
Athemcentrum 274.
Aufnahmeapparate der Sinnesnerven 259. 283.
Aufsteigender Strom 127.
Auslösung 248.
Ausscheidungen 80.
Ausstrahlung von Empfindungen 277.
Automatische Bewegung 273.

Bauch eines Muskels 13.
Belastung 22. 38. 47. 63.
Bernard 251.
Bernstein 206. 218.
Bethe 277.
Bewegungen 1; bei Pflanzen 2. 8. 241; kleinster Organismen 4; Molekularbewegungen 3; Protoplasmabewegungen 5; amoeboide 8; Flimmerbewegung 10; Muskelbewegungen 12 fg.; peristaltische 96. 274; willkürliche und unwillkürliche 99. 271; automatische 273; rhythmische 273; tonische 273.
Bewusste Empfindung 277. 313.
Bidder 306.
Blitzrad 33. 44.
Blix 27.
Blut 79. 82. 269.

Blutgefässe 95. 259. 274.
Blutkörperchen 7.
Bogen, ableitender 172; gleichartiger 174.
Du Bois-Reymond 23. 28. 35. 36. 50. 57. 72. 86. 106. 113. 142. 147. 162. 164. 183. 199. 214. 226. 232. 234. 246. 273. 306. 308.
Brennnessel, Bewegung in den Haaren 8.
Brown'sche Bewegung 3.
Brücke 87.
Burdon-Sanderson 242.
Bussole, s. Tangentenbussole.

Capillarelektrometer 158. 179. 210.
Centralorgane des Nervensystems 100. 112. 259. 261. 312.
Centrifugal- und centripetalleitende Nerven 260.
Charniergelenk 17. 91.
Chemische Processe im Muskel 40. 72. 248.
Chemische Reize 30. 106. 254.
Chemische Zusammensetzung der Muskeln 71.
Claudius Claudianus 146.
Compensation 181.
Compensator, runder 183.
Coniin 252.
Constanter Strom 31. 104. 118. 125.
Contractilität 2. 3. 251.
Curare 251.
Curve der Erregbarkeit 114. 296.

Dampfmaschine, Vergleich mit dem Muskel 77. 82. 83.
Darm 94. 274; der Schleie 99.
Darwin 241.
Degeneration durchschnittener Nerven 268. 305.
Dehnung 20. 92. 293; nachträgliche 23.
Dendrit 265. 315.
Dickenzunahme des Muskels bei der Zusammenziehung 44. 97.
Differentialrheotom 206. 218.
Dionaea Muscipula 2. 241.
Donders 288.
Doppelbrechung 18.
Doppelsinnige Leitung 216. 305.
Drüsen 145. 210. 224. 235. 259.
Dumas und *Prevost* 45.
Dynamit 250.
Dynamometer 67.

Ei 10.
Eiweisskörper 73. 79.
Elasticität 20; Aenderung bei der Zusammenziehung 46. 71.
Elasticitätscoëfficient 22.
Elasticitätsgesetz 22.
Elektrische Fische 146. 147. 235. 309.
Elektrische Organe 148. 222.
Elektrische Platte 148. 222. 224.
Elektrische Reizung 30 fg., 104. 141.
Elektrischer Strom 149.
Elektrisches Gefälle 169.
Elektroden 121; unpolarisirbare 164.
Elektrische Wirkungen der Muskeln und Nerven 145 fg., 215. 223; an Drüsen 210. 224; an den Lebenszustand gebunden 213; an Pflanzen 239.
Elektrometer 155 fg.
Elektromotorische Kraft 165. 229; im Innern von Leitern 175; in lebenden Organen 229. 236. 309.
Elektroskop 156.
Elektrotonus 118. 123. 133. 219. 234. 237. 305. 307.
Elementarorganismen 9.
Empfindliche Maschinen 249.

Empfindung 1. 259. 277.
Endapparate der Nerven 259. 265.
Endbäumchen 265. 315.
Energie 41. 49. 62. 70. 76: specifische Energien 286.
Entladungshypothese 246.
Erhaltung der Energie 76.
Erholung 78. 117.
Ermüdung 78. 117.
Ermüdungsstoffe 79.
Ernährung arbeitender Menschen 81.
Erregbarkeit 112. 120. 124. 221. 298.
Erregung 123. 138. 141. 144. 306. 311.
Excentrische Empfindung 280.
Explosion 77.
Extrapolare Strecken 220.
Extrastrom 301.

Faraday 147.
Fächerförmige Muskeln 89.
Fasern, s. Muskel- und Nervenfaser.
Faserzellen 5: s. a. Muskelzellen.
Federmyographion 106.
Fibrillen 18. 265.
Fick 40. 67. 75.
Fische, elektrische 146. 222. 235. 309.
Fleisch 13. 86.
Fleischmilchsäure 72.
Flimmerbewegung 10.
Flüssigkeitsketten 150.
Formen der Muskeln 89.
Formveränderung des Muskels bei der Zusammenziehung 44.
Fortpflanzung der Zusammenziehung in der Muskelfaser 97. 205; der Reizung in der Nervenfaser 105. 218. 287; der negativen Schwankung 205. 218.
Function 291.
Fusspunkte des ableitenden Bogens 174.

Galvani 147.
Galvanometer 150.
Ganglien 262. 264. 314; der Krebse 277.
Ganglienzellen, s. Nervenzellen.
Gastroknemius 15. 65. 104. 193. 194. 197. 308.
Gauss 56.
Gefälle, elektrisches 169.
Gefässnerven 259.
Gefiederte Muskeln 89. 194. 295.
Gehirn 215. 278. 312. 315.
Geisselbewegung 11.
Gelenke 16. 91.
Gemischte Nerven 264. 313.
Gemsenjäger 84.
Geschwindigkeit der Leitung in der Muskelfaser 97. 205; in der Nervenfaser 106. 134. 287. 297.
Gesetz der Nervenerregung 144; der excentrischen Empfindung 280.
Gesetz der Zuckungen 127. 129. 135. 298.
Glatte Muskelfasern 94.
Gleichartigkeit aller Nervenfasern 259.
Gleichgewicht, labiles 249.
Gleichung, persönliche 288.
Glycerin 255.
Glycogen 72. 79. 86.
Goethe 285.
Graphische Darstellung 291.
Graue Nervenfasern 101.
'sGravesande 22.
Grosshirn 278.
Gymnotus 147.

Haare der Brennnessel 8.
Halbgefiederte Muskeln 89.
Haller 251. 257.
Hallucinationen 280.

Harless 252.
Harnleiter 96.
Harnstoff 78. 83.
Hautströme 212.
Hebelwirkung der Knochen 92.
Heidenhain 75.
Helmholtz 43. 49. 50. 57. 72. 73. 74. 110. 225. 289. 302.
Hemmung 281.
Hemmungsnerven 282.
Hermann 70. 200.
Herz 94. 99. 273. 281.
Hintere Wurzeln der Rückenmarksnerven 264. 313.
Hirsch 288.
Holzarbeiter, tiroler 84.
Hook 22.
Hubhöhe 37. 41. 91. 295.
Humboldt 201.

Indifferenzpunkt 123.
Induction, magnetische 310.
Inductionsströme 31. 105. 131. 299. 302. 303.
Inductorium 31. 35. 112. 302.
Innere Arbeit beim Tetanus 42. 75.
Inosit 73.
Intercentrale Nerven 260.
Intrapolare Strecke 220. 307.
Irradiation 277.
Irritabilität 251.
Isoelektrische Curven, s. Spannungscurven.
Isolirte Leitung in der Nervenfaser 111. 248. 308. 312.
Isometrische Zuckung 69.
Isotonische Zuckung 69.

Katelektrotonus 123. 135. 219.
Kathode 121. 220.
Kern 5. 17. 100. 264.
Kernkörperchen 264.
Kette, elektrische 150. 166.
Kleist'sche Flasche 30. 157.
Knochen 14. 91.
Knochenschaft 16.
Kohlehydrate 82.
Kohlensäurebildung im Muskel 42. 72. 80.
Kölliker 252.
Kopf des Muskels 13.
Körnchenströmung 6. 8.
Kraft des Muskels 48. 64 fg.. 91.
Kraft, elektromotorische 166. 175. 226. 229. 232. 236. 238. 309.
Kreatin 73.
Kugelgelenke 16. 91.
Kühne 87. 254.

Labiles Gleichgewicht 249.
Längsschnitt des Muskels 185. 194: des Nerven 215.
Latente Reizung 54. 62.
Lavinen 249.
Lavinenartiges Anschwellen der Erregung im Nerven 116. 297.
Lebensknoten 274.
Leidener Flasche, s. Kleist'sche Flasche.
Leitung in der Nervenfaser 105. 134. 287: isolirte 111. 311: doppelsinnige 216. 306: im Centralnervensystem 312.
Licht 18. 279. 284.
Lippmann 158.
Lücke 303.

Magnet. Vergleich mit Muskeln und Nerven 139. 227. 257. 310.
Magnetnadelschema des Nerven 139. 233. 311.
Malopterurus 148.
Markscheide 100. 244. 253. 264.
Matteucci 226.
Mechanische Reize 28. 104. 138.
Messung kleiner Zeiten 49. 55.
Milchsäure 72. 78. 86. 255.
Mimosa pudica 2.
Mitbewegung 272.

Mitempfindung 277.
Modificationen der Erregbarkeit 124. 135; der Erregung durch Nervenzellen 281.
Molekularbewegung 3.
Molekularhypothese 231. 311.
Mormyrus 148.
Motorische Nerven 258.
Müller 285.
Multiplicator 150.
Munk 110. 297.
Muscheln 99.
Muskel 13 fg., 184 fg., 223. 226 fg.
Muskelfäden 12.
Muskelfaser 12; quergestreifte 17. 44. 97. 99. 243; glatte 94. 99.
Muskelfaserschlauch, s. Sarkolemma.
Muskelfibrillen 18.
Muskelgeräusch 43. 202.
Muskelkraft 48.
Muskelmagen der Vögel 94.
Muskelprisma 185. 222. 226. 230.
Muskelrhombus 190. 192. 223. 230.
Muskelsaft 87.
Muskelstrom 187. 196. 228.
Muskeltelegraph 28.
Muskelton, s. Muskelgeräusch.
Muskelzellen 12. 94.
Myographion 24. 27. 37. 50. 98. 106.
Myomeren 19. 228. 232.
Myosin 73. 88.

Negative Schwankung 197. 199. 201. 203. 210. 212. 216. 233. 306.
Nervencentren, s. Centralorgane.
Nervenendplatte 243.
Nervenfasern 100 fg.; Endigung im Muskel 243.
Nervenfortsatz 265.
Nervenknoten 262.
Nervenscheide 24. 100. 106. 244.
Nervenstrom 215. 223. 232.
Nervensystem 100. 259.
Nervenzellen 100. 261. 263. 267. 313.
Neurilemma, s. Nervenscheide.
Neurit 265.
Neuromeren 233.
Neuron 101. 265. 315
Neuropil 267.
Nicotin 252.
Nitroglycerin 250.
Nutzwerth 77.

Oeffnung eines Stromes 32. 125. 127. 135. 136. 299. 302.
Oeffnungsinductionsstrom 142. 299.
Oeffnungstetanus 125. 136.
Oppian 146.
Oxydationsvorgänge im Muskel 41. 78.

Paradoxe Zuckung 308.
Parelektronomie 214. 232. 309.
Peripherische Nerven 100. 104. 262.
Peristaltische Bewegung 96. 274.
Persönliche Gleichung 288.
Pflanzen, Bewegungen 2. 8. 242; elektrische Wirkungen 242.
Pflüger 24. 116. 136.
Physiologische Zeit 288.
Plato 285.
Platte Knochen 18.
Plinius 146.
Polarisirtes Licht 18.
Präexistenz der elektrischen Wirkungen in Muskeln und Nerven 238.
Prevost und *Dumas* 45.
Prisma, s. Muskelprisma.
Projection der Empfindungen nach aussen 280.
Proteine 5.
Protoplasma 5. 239; Protoplas-

mabewegung 6. 8; Protoplasmafortsatz der Nervenzelle 103.

Quadrant-Elektrometer 156.
Quelle der Muskelkraft 41. 72. 77. 79.
Quere Durchströmung der Nerven 304.
Quergestreifte Muskeln 17 fg.
Querschnitt des Muskels 64. 185. 194. 213. 229. 231. 254; des Nerven 115. 215. 254.

Reaction der Muskeln 72. 86.
Reflexe 276. 297. 313. 316.
Reflexzeit 297.
Regeneration durchschnittener Nerven 305.
Reize 2. 30. 104. 250.
Reizbarkeit 2. 3. 28. 30. 103. 240; s. a. Irritabilität.
Rheochord 126. 147. 181.
Rheotom 206. 218.
Rhizopoden 9.
Rhombus, s. Muskelrhombus.
Rhythmische Bewegungen 273.
Ringmuskeln 94.
Ritter'scher Tetanus 125. 136.
Röhrenknochen 16.
Rollen 92.
Rückenmark 103. 215. 262. 264. 278. 312.
Ruhe und Thätigkeit des Muskels 37. 233; des Nerven 103. 233; der Drüsen 210. 224.

Salze des Muskels 73.
Salzsäure 255.
Sarkolemma 14. 99. 230. 244.
Säurebildung im Muskel 72. 86.
Schädel 261.
Schaft eines Knochens 16.
Scharniergelenk 17. 91.
Schleie 99.
Schliessmuskeln 94.
Schliessung eines Stromes 32. 125. 127. 133. 137. 303.
Schliessungsinductionsstrom 142. 299.
Schlitteninductorium 35. 113.
Schlüssel zum Tetanisiren 36.
Schwankung, negative 199. 210. 212. 216. 223. 235. 237. 242. 247. 306.
Schwankungsrheochord 142.
Schwann 70.
Schwanz des Muskels 13.
Secretorische Nerven 208. 259.
Secundäre Zuckung 202. 307.
Secundärer Tetanus 202.
Sehnen 13. 14. 91.
Sensible Nervenfasern 259. 313.
Sinnesempfindungen 278 fg.
Sinnesnerven 283.
Sinnestäuschung 281.
Sinnpflanze 2.
Skeletmuskeln 13.
Spannungen, elektrische 166. 169. 224; am Muskelprisma 187; am Muskelrhombus 189. 229; am Nerven 215.
Spannungsänderungen 160. 198. 216. 220.
Spannungscurven 176. 187. 191.
Spannungsdifferenz 178; Messung der 179; Aenderung bei der Thätigkeit 198 fg., 216.
Spannungsflächen 177.
Spannungsmesser 67
Spannweite des ableitenden Bogens 174.
Specifische Energien 286.
Specifische Wärme 75.
Speck 84.
Spiegelablesung zur Messung kleiner Winkel 56. 152.
Stickstoffausscheidung 80.
Strauss 290.
Ströme des Muskelprismas 186; des Muskelrhombus 191; des

Nerven 215; des Wadenmuskels 193.
Stromprüfender Schenkel 155.
Stromrichtung im Nerven 125. 127; Bestimmung der 150.
Stromschwankung 138. 141. 154; Negative 197. 199. 201. 203. 204. 210. 212.
Stromstärke 126. 128. 130. 151.
Stromstoss 302.
Strömungscurven 176.
Strömungsflächen 176.
Subjective Empfindungen 280.
Summation von Spannungen 224; von Reizen 303.
Sympathicus 263.

Tangentenbussole 152.
Temperatur, Einfluss auf Muskeln und Nerven 85. 117.
Tetanus 33. 37. 40. 76. 105; secundärer 202. 307.
Thätigkeit des Muskels 37. 198. 233; des Nerven 103. 218.
Theorie der Muskelcontraction 46. 71; der Nervenerregung 138.
Thermische Reize 104.
Thermo-Electricität 73.
Thermosäule 75.
Thier 1. 6.
Thomson 156.
Tod des Muskels 85. 213; des Nerven 114. 213.
Todtenstarre 86. 98.
Tonische Zusammenziehung 273.
Torpedo 146. 147.
Trägheit des Bewusstseins 289.
Traghöhe 41.
Trophischer Einfluss der Nervenzellen 268.

Ueberlastung 63.
Ueberlegung 289.
Ungleichartigkeit der Metalle 149. 161.
Unipolare Reizung 305.
Unpolarisirbare Elektroden 161.
Unregelmässige Bewegungen 274.
Unterbindung von Nerven 105. 306.
Unwillkürliche Bewegungen 99. 273.
Ursprung eines Muskels 14.

Vakuolen 4.
Vasomotorische Nerven 259.
Venusfliegenfalle 241.
Verkürzung der Muskeln 19. 28.
Vertheilung elektrischer Ströme 125. 167.
Verzweigte Muskelfasern 98.
Verzweigung elektrischer Ströme 125. 167.
Volta 147. 201.
Volum des Muskels 44. 65.
Vordere Wurzeln der Rückenmarksnerven 264.
Vorreiberschlüssel 36.
Vorstellungen 279. 286.
Vorticelle 12.

Wadenmuskel, s. Gastroknemius.
Wagner'scher Hammer 34. 44. 302.
Wärmeäquivalent 75. 80.
Wärmebildung im Muskel 42. 73; im Nerven 117.
Wärmeeinheit 75.
Weber 46. 65.
Widerstand der Leitung im Nerven 113. 119. 297.
Wille 271; Ablenkung der Magnetnadel durch den Willen 199.
Willkürliche Bewegung 271.
Wimperbewegung 10.
Wimperzellen 10.
Wirbelsäule 261.
Wirbelthiere 261. 264. 312.

Wurzeln, vordere und hintere 264. 268. 313.

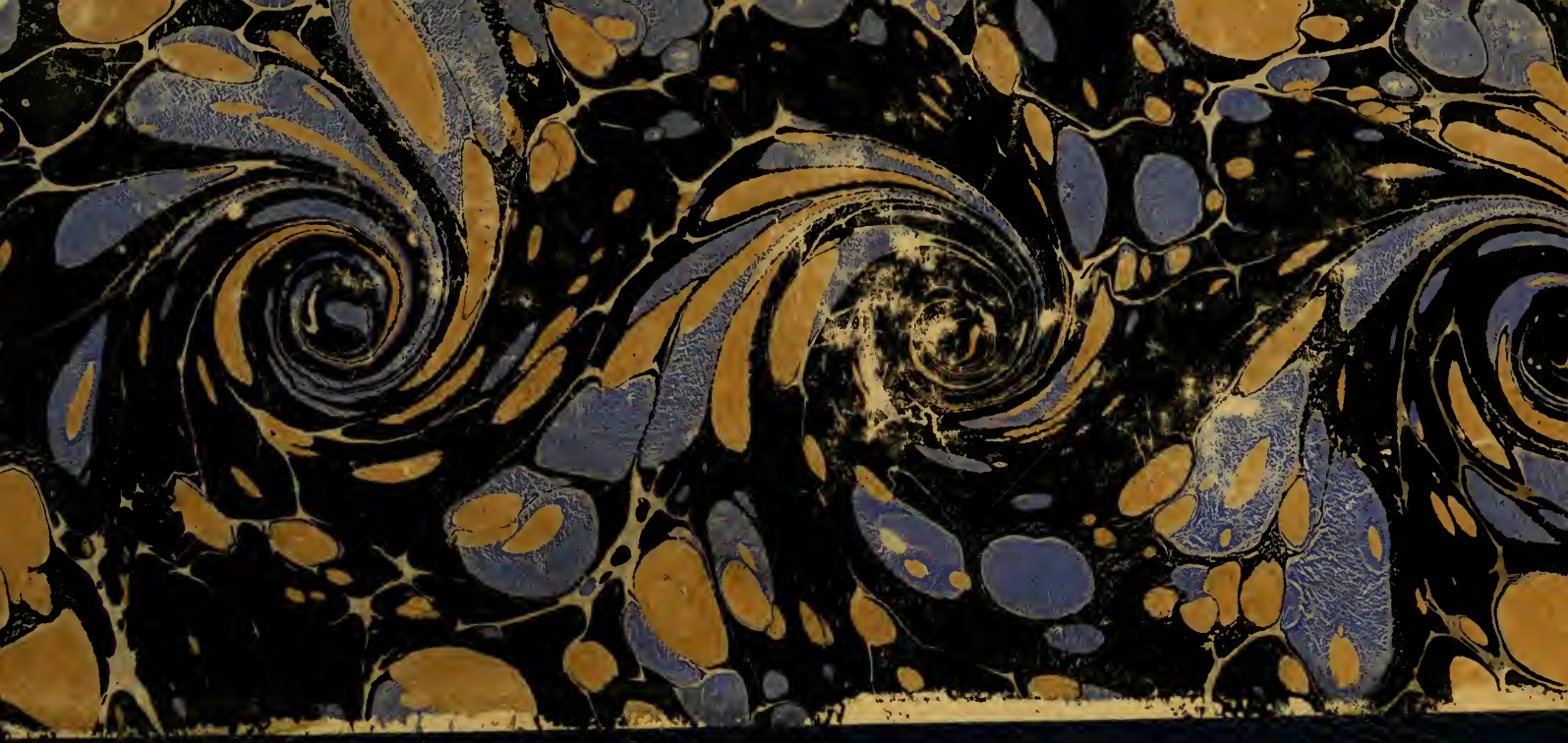
Zeitmessung 49. 55. 97. 106. 287.
Zellen 8. 10, s. a. Muskelzellen und Nervenzellen.
Zickzackbiegung der Muskelfasern 45.
Zitteraal 147.
Zitterroche 177.
Zitterwels 148.
Zucker 72. 84.
Zuckung 31. 37. 54. 204; isometrische und isotonische 69; secundäre 202. 307.
Zuckung ohne Metalle 201.
Zuckungscurve 54.
Zuckungsgesetz 127. 129. 135. 298.
Zugelasticität 20.
Zusammenziehung der Muskeln, s. Verkürzung, Zuckung und Tetanus.

Druck von F. A. Brockhaus in Leipzig.

COLUMBIA UNIVERSITY LIBRARIES

This book is due on the date indicated below, or at the expiration of a definite period after the date of borrowing, as provided by the library rules or by special arrangement with the Librarian in charge.

DATE BORROWED	DATE DUE	DATE BORROWED	DATE DUE
	SEP 7 [illegible]		

C28(251)100M

S. P
QP321
R72
1899
Rosenthal